





No. \_\_\_\_\_  
TO DUPLICATE REFER  
TO ABOVE NUMBER  
PANTAGRAPH  
PRINTING STATIONERY &  
BLOOMINGTON, ILL.

ACES LIBRARY

No. _____	DEPARTMENT OF
580.5 F	Vol. 78
LIBRARY OF THE	
Agricultural Experiment Station,	
UNIVERSITY OF ILLINOIS.	
Books are not to be taken from the Library Room.	

BIOLOGY



















ACES LIBRARY

29  
0

# FLORA

ODER

## ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

78. BAND. — JAHRGANG 1894.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL

Professor der Botanik in München.

Mit 15 Tafeln und 66 Textfiguren.

---

MARBURG.

N. G. ELWERTSCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.

1894.

**Berichtigung:** Im Inhaltsverzeichniss zum Jahrgang 1893 fehlt:

NOLL, FR., Zwei Vorlesungsversuche . . . . .	Seite 27
--	-------------



# Inhaltsverzeichniss.

## I. Abhandlungen.

	Seite
- AMELUNG, E., Ueber Etiolement . . . . .	204
ASKENASY, E., Ueber einige australische Meeresalgen . . . . .	1
- BEHRENS, Physiologische Studien über den Hopfen . . . . .	361
BRUNS, E., Beitrag zur Kenntniss der Gattung Polysaccum . . . . .	67
GOLENKIN, M., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Inflorescenzen der Urticaceen und Moraceen . . . . .	97
HANSEN, A., Berichtigung . . . . .	211
HEINSEN, E., Die Makrosporen und das weibliche Prothallium von Sela- ginella . . . . .	466
- KLEMM, Ueber die Regenerationsvorgänge bei den Siphonaceen . . . . .	19
LORCH, W., Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose . . . . .	424
MEINECKE, E. P., Beiträge zur Anatomie der Luftwurzeln der Orchideen . . . . .	133
- MIYOSHI, Manabu, Ueber Reizbewegungen der Pollenschläuche . . . . .	76
RACIBORSKI, M., Die Morphologie der Nymphaeaceen und Cabombeaceen . . . . .	244
- RICHTER, J., Ueber Reaktionen der Characeen auf äussere Einflüsse . . . . .	399
- SACHS, J. von, Physiologische Notizen, VIII. Mechanomorphose und Phylo- genie . . . . .	215
- SCHILLING, A. J., Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleim- bildung der Wasserpflanzen . . . . .	280
SCHMIDLE, W., Aus der Chlorophyceenflora der Torfstiche zu Virnheim . . . . .	42
TREUB, M., Die Kosten einer Reise nach Buitenzorg . . . . .	497

## II. Abbildungen.

### A. Tafeln.

Tafel I, II, III, IV zu Askenasy, Ueber einige australische Meeresalgen.  
Tafel V u. VI zu Klemm, Regenerationsvorgänge bei den Siphonaceen.  
Tafel VII zu Schmidle, Chlorophyceenflora der Torfstiche zu Virnheim.  
Tafel VIII zu Bruns, Polysaccum.  
Tafel IX, X, XI, XII zu Golenkin, Urticaceen-Inflorescenzen.  
Tafel XIII u. XIV zu Meinecke, Orchideenluftwurzeln.  
Tafel XVI<sup>1)</sup> zu Heinsen, Makrosporen von Sellaginella.

1) Sollte als Tafel XV bezeichnet sein.

4556 a.s.

## IV

### B. Textfiguren.

- 3 Fig. zu Askenasy, austral. Meeresalgen auf S. 6 und 7.  
1 Fig. zu Golenkin, Urticaceeninflorescenzen S. 113.  
9 Fig. zu Raciborski, Morphologie der Cabombeen und Nymphaeaceen S. 245, 246, 248, 254, 255, 263, 264, 268.  
17 Fig. zu Schilling, Schleimbildung auf S. 284, 288, 293, 298, 304, 308, 312, 316, 320, 328, 329, 332, 334, 339, 341, 344, 345.  
35 Fig. zu Lorch, Beitr. zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose auf S. 426, 427, 430, 431, 432, 433, 434, 435, 437, 439, 440, 442, 443, 445, 446, 448, 451, 459, 463.  
1 Fig. zu Heinsen, Makrosporen von Selaginella auf S. 488.

### III. Litteratur:

	Seite
Flora von Niederösterreich . . . . .	211
BECKHAUS, Flora von Westfalen . . . . .	211
BUCHENAU, Flora von Bremen . . . . .	211
CROMBIE, a Monograph of Lichens found in Britain . . . . .	501
DODEL, Biologischer Atlas der Botanik . . . . .	499
HANSEN, Ueber Stoffbildung bei den Meeresalgen . . . . .	94
KARSCH, Vademecum botanicum . . . . .	504
PRANTL'S Lehrbuch der Botanik. Herausgeg. von Pax . . . . .	500
SCHULZ, Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgange der Tertiärzeit . . . . .	498
TSCHIRCH und OESTERLE, Anatomischer Atlas der Pharmacognosie und Nahrungsmittelkunde . . . . .	499
WESTERMAIER, Compendium der allgemeinen Botanik für Hochschulen . . . . .	94

### IV. Eingegangene Litteratur:

S. 95, 213, 504—506.

Heft I erschien am 24. Januar, Heft II am 10. März, Heft III am 4. Juni.

---

**Gegen Ende des Jahres erscheint ein Ergänzungsband zum vorliegenden Jahrgang.**

• Früher erschien: **Ergänzungsband zum Jahrgang 1892 als 76. Band.**

---



## Ueber einige australische Meeresalgen.

Von E. Askenasy.

Hierzu Taf. I—IV.

Von Herrn J. M. Bailey in Brisbane (Queensland) wurden mir eine Anzahl in Alkohol aufbewahrter Süßwasser- und mariner Algen aus der Umgegend seines Wohnortes zur Bestimmung zugeschickt. Die Süßwasseralgen sind von Herrn Prof. M. Moebius bearbeitet worden. Seine Untersuchungen sind in der Flora (1892, S. 421 f.) veröffentlicht worden. Im Nachfolgenden sollen nun die mir bisher zugekommenen Meerwasser (vielleicht auch Brackwasser) bewohnenden Algen aus jener Gegend aufgezählt und, soweit sie Interesse darbieten, näher beschrieben werden. Gesammelt wurden diese Algen sämtlich von Dr. Th. L. Bancroft. Im Nachtrag führe ich noch zwei neue Arten Meeralgen von Adelaide (Südaustralien) an.

### Cyanophyceae.

**Coccogoneae** Thur.

**Chroococcaceae** Rab.

*Merismopoedia revolutiva* n. sp.

Taf. I, Fig. 1.

Salzwassersümpfe zwischen Burpengary und dem Cabootture-River.

Differt a *Merismopoedia convoluta* Bréb. cellulis minoribus, diametro 3—4  $\mu$ , tegumentis gelatinosis. Particulae saepe gelatina communi in thallum compositum junctae.

Diese *Merismopoedia* findet sich in dem gesandten Material in Form grösserer und kleinerer Stücke. Die grösseren erreichen 1—2 mm Durchmesser, während die kleineren nur einen solchen von 0,3 mm und weniger besitzen. Die grösseren, sehr unregelmässig gestalteten, stellen Complexe von kleineren Stücken dar, die sich im Laufe der Entwicklung von einander gesondert haben. Sie zerfallen bei schwachem Drucke in zahlreiche Fragmente. Die kleineren Stücke sind ebensolche isolirte Fragmente.

Diese Fragmente bestehen aus am Rande eingerollten einfachen Zellflächen; man findet niemals eine wirklich ebene Zellfläche. Ihre

Gestalt ist äusserst mannigfaltig. Am häufigsten sind sie cylindrische oder mehr kegelförmige Körper, am Rande beiderseits anadrom eingerollt. Manchmal sind sie auch einfach dütenförmig eingerollt. Die Einrollung umfasst nie mehr als einen Umlauf. Dies hängt mit dem bei dauerndem Wachsthum stetig erfolgenden Zerfallen der Stücke in kleinere Bruchstücke zusammen. Dies geschieht, indem an einzelnen Stellen das Wachsthum nicht in der ursprünglichen Fläche weiter geht, sondern in abweichender Richtung. An diesen Stellen lösen sich dann die Theile des alten Stückes von einander, rollen sich in verschiedener Richtung ein, bleiben aber zunächst noch durch andere Theile der Zellfläche oder durch Gallerte verbunden. So trifft man häufig zwei einfach eingerollte Cylinder, die oben noch zusammenhängen, nach unten aber schenkelförmig auseinandergehen. Durch öftere Wiederholung desselben Vorgangs entstehen dann die früher beschriebenen grösseren Complexe.

Die Zellen dieser *Merismopoedia* sind sehr regelmässig nach zwei zu einander senkrechten Richtungen in parallele Reihen geordnet. Die Axe der Einrollung ist zuweilen parallel einer der Richtungen der Zellreihen, öfter bildet sie damit einen Winkel. Die Zellwände sind immer etwas gallertig aufgequollen, auch die einzelnen Stücke mit einer Gallerthülle umgeben. Je nach dem Grade des Aufquellens sind die Zellen von der Fläche gesehen mehr quadratisch oder mehr kreisförmig. Der Durchmesser in dieser Richtung beträgt zwischen 3 und 4,5  $\mu$ . Nach innen (in radialer Richtung) sind die Zellen bis zum Doppelten ihres Durchmessers verlängert und etwas keilförmig zugespitzt, letzteres um so mehr, je stärker die Krümmung der Fläche ist.

*Merismopoedia revolutiva* steht der *M. convoluta* Bréb. sehr nahe und vieles vom oben Gesagten gilt in gleicher Weise für beide Arten. Ich habe Anfangs, als ich nur die Abbildung in Kützing's Tab. Phyc. V. 38, sowie das trockene Material in Rabenhorst's Algen Sachsens No. 719 vergleichen konnte, geglaubt, dass die mir aus Australien vorliegende Art von der europäischen sehr verschieden sei. Nach Schluss dieser Arbeit erhielt ich indessen durch die Freundlichkeit des Herrn R. Lauterborn lebende *M. convoluta* aus dem Altrhein bei Ludwigshafen und fand da, dass diese ganz ähnliche Einrollung und Gestalt der einzelnen Stücke zeigt wie die australische *Merismopoedia*. Immerhin gibt es einige charakteristische Unterschiede.

Bei *M. convoluta* sind die Zellen von der Fläche gesehen immer von quadratischer oder polygonaler Form, sie liegen dicht beieinander, die Zellwände sind nicht oder nur ganz wenig gallertig gequollen. Die Gallerte, welche ganze Stücke umgibt, bildet hier nur eine dünne, ziemlich dichte Schicht. Ferner sind die Zellen beträchtlich grösser. An den trockenen Exemplaren in Rabenhorst's Algen fand ich den Durchmesser der Zellen in Richtung der Fläche zu 5—9  $\mu$ , an der lebenden *M. convoluta* vom Rheine 4,5 bis 5,5  $\mu$ . Auch fand ich bei letzterer keine so grossen Complexe einzelner Stücke wie bei *M. revolutiva*. So glaube ich, kann man diese neue Art als hinreichend



begründet ansehen. Auch der Standort ist verschieden, denn so weit ich ermitteln konnte, ist *M. convoluta* bisher nur in süßem Wasser gefunden worden, während *M. revolutiva* in Salzwassersümpfen wächst.

**Hormogoneae** Thur.

**Homocysteeae** Born. & Flah.

**Lyngbyeae** Kütz.

*Oscillatoria nigro-viridis* Thwaites.

Gomont, Monogr. d. Oscill. p. 237.

Salzwassersümpfe zwischen Burpengary und dem Cabotture-River.

Herr M. Gomont in Paris hatte die Freundlichkeit, die Homocysteeae zu revidiren. Er bezeichnet mit obigem Namen eine Oscillatoria, deren Zellen 10—12  $\mu$  Durchmesser bei 3  $\mu$  Länge besitzen. Eine Calyptra ist vorhanden. Von den Küsten Europas und Nordamerikas bekannt.

**Vaginarieae** Gom.

*Microcoleus paludosus* Gom.?

Gom. Monogr. p. 96.

Moreton Bay unter Catenella Opuntia und anderen Algen.

Die Scheiden sind ziemlich fest, stellenweise transversal gefaltet, bei alten Exemplaren nach aussen unregelmässig begrenzt und etwas verschleimt, mit anhaftenden fremden Theilchen. Man findet bis zu 10—12 Fäden in einer Scheide, die bis 40  $\mu$  Durchmesser hat. Die einzelnen an den Enden zugespitzten Fäden haben einen Durchmesser von 5—6  $\mu$ . Die Länge der Zellen beträgt 2—2 $\frac{1}{2}$   $\mu$ . Diese Pflanze ist unter dem Namen *Microcoleus anguiformis* Harv. in den Algen der Gazellenexpedition<sup>1)</sup> ebenfalls von der Moreton Bay aufgeführt. Den obigen Namen verdanke ich H. Gomont. Da indessen diese Art bisher nur in süßem Wasser beobachtet wurde, so ist die Bestimmung nicht ganz sicher.

*M. paludosus* ist von Europa bekannt.

*Microcoleus tenerrimus* Gom.

Gom. Monogr. p. 93.

Von demselben Standort wie voriges, unter grösseren Algen und Sand.

Der Durchmesser der Fäden beträgt 1—2  $\mu$ , die Länge der Zellen das Doppelte.

Von Europa und Amerika bekannt.

**Heterocysteeae** Born. & Flah.

**Rivulariaceae** Rabenh.

*Calothrix scopulorum* Ag.

Mit dem vorigen, von demselben Standort. Diese Alge ist allgemein verbreitet. Unter denselben Algen fand sich auch eine wegen Mangel an Sporen nicht näher bestimmbare Species von *Anabaena*.

---

1) Forschungsreise S. M. S. Gazelle IV. Botanik, Algen. S. 2 der Sep.-Abdr  
1\*

## Chlorophyceae.

### Confervoideae Ag.

*Enteromorpha clathrata* Ag.

Moreton Bay und Deception Bay.

Allgemein verbreitet.

*Cladophora fertilis* n. sp.

Taf. I, Fig 4 und 5.

Deception Bay.

Fila primaria ad 10 cm longa, flexilia, in fere omnibus cellulis ramos gerentes, ramis oppositis vel ad 3 vel 4 verticillatis; plures rami repetito ramosi, fasciculosi, breviores; pauci filo primario conformes; omnes angulo acuto exeuntes. Cellulae apicales et illis proximae 100—150  $\mu$  longae, diametro 10—15  $\mu$ ; cellulae adultae 400—600  $\mu$  longae, diametro 85  $\mu$ . Omnes cellulae juniores zoosporas gerentes, 20 ad 50 in una cellula, quae ex orificio parvo prope dissepimentum superum sito liberantur.

Diese *Cladophora* besteht aus bis zu 10 cm langen, geraden, fluthenden Fäden. Eine deutliche Hauptaxe mit nur wenigen gleichgestalteten Seitenaxen ist vorhanden. Meistens sind die Seitenzweige reich verzweigt, bleiben aber kürzer, büschelförmig. In ein ähnliches Zweigbüschel endet auch die Hauptaxe. Die Zweige stehen an dem oberen Ende fast einer jeden Zelle opponirt oder wirtelig zu 3 bis 4; in letzterem Falle sind sie oft ungleichen Alters. An den Enden der Zweige findet man an jeder Zelle nur je einen Seitenast. Die Zweige sind ziemlich gerade und treten unter spitzen Winkeln aus. An den wachsenden Enden finden Quertheilungen hauptsächlich in der Scheitelle statt, während von dieser ab die Zellen ziemlich regelmässig an Länge zunehmen. Im älteren Theil des Fadens theilen sich die Zellen bei dauerndem Längenwachsthum auch nicht selten intercalar, was man an der Beschaffenheit der Querwände erkennt; auch intercalare Zweigbildung findet man hier. Die Endzellen sind 100—150  $\mu$  lang bei 10—16  $\mu$  Durchmesser. Dann nimmt die Dicke des Fadens bis etwa 5 mm von der Spitze zu, wo die Zellen bei 100—300  $\mu$  Länge 60—70  $\mu$  im Durchmesser haben; weiterhin ändern sich beide Dimensionen nur wenig; so hatten die ältesten Zellen eines 5 cm langen Fadenstückes 400—600  $\mu$  Länge und bis zu 85  $\mu$  Durchmesser. Die Zellen sind vollkommen cylindrisch, die Längs- und Querwände auch an älteren Zellen nur mässig verdickt. Die Querwände zeigen die Eigenheit, dass die innerste Schicht stark aufquillt, so dass die Scheidewand sich nach oben und unten in das Innere der Zelle vorwölbt. Man findet nur wenige zerstreute Stärkekörner. Charakteristisch für diese *Cladophora* ist besonders die sehr reichliche Schwärmerbildung. Die Schwärmer werden nur in den dünnen Zellen (bis zum Durchmesser von 30  $\mu$ ) der Zweigbüschel erzeugt; sie sind ziemlich gross und entstehen zu 20—50 in einer Zelle. Sie treten durch ein kleines, nahe an der oberen Scheidewand gelegenes seitliches Loch aus. Die leeren Zellen in den Figuren 4 und 5 der Taf. I sind solche, die ihre



Schwärmer entlassen haben. Keimende Schwärmer finden sich häufig an den Fäden der Alge. Sie haben eine kleine Haftscheibe und entwickeln sich zu dünnen, verzweigten Sprossen, ähnlich den Zweigbüscheln der älteren Pflanzen. Die *Cl. fertilis* gehört zu der Tribus *Eucladophora* (Kütz.) Hauck, Abtheilung D. Crystallinae De Toni.<sup>1)</sup>

### Siphoneae.

*Acetabularia Calyculus*. Quoy et Gaim.

Taf. I, Fig. 2 und 3.

Deception Bay.

Die Gattung *Acetabularia* ist wiederholt und von verschiedenen Forschern untersucht worden. Die meisten haben dabei *A. mediterranea* Lamour. in Händen gehabt. In der neuesten Arbeit von Cramer<sup>2)</sup>, in der auch die ältere Litteratur zu finden ist, wird ausserdem auch *A. crenulata* Lamour. genauer beschrieben. Bei Agardh Till Alg. Syst. VIII Siphoneae finden sich auf Taf. V einige Theile der australischen *Acet. Kilneri* J. Ag. abgebildet. *A. Calyculus* ist bisher weniger berücksichtigt worden. Das, was wir darüber wissen, verdanken wir hauptsächlich Harvey, der in der Phycologia australis, Taf. 249, eine sehr gute Abbildung und kurze Beschreibung dieser Art gegeben hat.

Die mir gesandten Exemplare von *A. Calyculus* waren an Muschelschaalen befestigt. Durch Auflösen dieser in Säure konnte ich feststellen, dass bei dieser Art, ganz wie nach De Bary bei *A. mediterranea*<sup>3)</sup>, ein augenscheinlich perennirendes, im Substrat verborgenes Basalstück vorhanden ist. Die Art, wie sich der Stiel daran ansetzt, macht es mir wahrscheinlich, dass auch hier aus dem Basalstück wiederholt neue gestielte Schirme aussprossen. Dicht oberhalb der Oberfläche des Substrats entspringen aus dem Stiel Haftfasern, die zu seiner besseren Befestigung an der Unterlage dienen. Die Länge des Stiels ging bis 35 mm, durchschnittlich betrug sie etwa 22 mm. Wie bei den andern Arten trägt der Stiel auch bei *A. Calyculus* in gewissen Entfernungen Haarwirtel, die aus 10—14 in einem Wirtel stehenden Haaren bestehen; diese sind im Ganzen 2—4 mm lang und 4—5 mal polytomisch verzweigt, wobei ein Haar am oberen Ende jeweils 3—4 neue Haarsprosse trägt. Sie sind sehr vergänglich, so dass man an Exemplaren mit entwickeltem Schirm gewöhnlich nur einen Haarwirtel unmittelbar unter dem Schirm, selten auch noch den unteren nächst älteren findet. An der Ansatzstelle der Haare ist die stark verdickte Wand des Stiels durch einen Tüpfel unterbrochen, woraus wohl hervorgeht, dass die Haare für die Ernährung der Pflanze nicht ohne Bedeutung sind. Nach dem Abfall der Haare ist die Ansatzstelle Anfangs noch deutlich sichtbar, wird dann aber allmählich durch Membranablagerung obli-

1) De Toni, Sylloge Algarum Vol. I p. 318.

2) Cramer, Ueber die verticillirten Siphoneen (Denkschr. d. schweiz. naturf. Ges. Bd. 30).

3) Botan. Ztg. 1877 p. 713.

terirt. Die Entfernung der Haarwirtel von einander beträgt 1—1,5 mm, nur der oberste ist dem Schirme bis auf 0,5 mm genähert. Der Durchmesser des Stiels ist oben grösser als an der Basis und an der Ansatzstelle der Haarwirtel grösser als zwischen diesen. So fand ich den Durchmesser des Stiels an der Basis durchschnittlich etwa 180  $\mu$ , oben 250—300  $\mu$ . Die Zellwand des Stiels ist stark verdickt. Ihre Dicke beträgt bis zu 60  $\mu$ .

Der Schirm ist oben mehr oder weniger concav; ausgebreitet hat er bis zu 5 mm Durchmesser, im Durchschnitt bei den vorliegenden Exemplaren 3,5 mm, geht aber bis zu 1 mm herab. Die Anzahl der Strahlen beträgt 25—30, ihre Breite am Rande 350—450  $\mu$ , im Centrum etwa 90  $\mu$ . Die Strahlen sind, namentlich auch am Rande, dünnwandig wie bei *A. crenulata*, sie gehen aber nicht wie bei dieser in eine Spitze aus, sondern sind an ihrem Ende von oben gesehen gerade abgeschnitten, gewöhnlich sogar in der Mitte etwas ausgerandet (vgl. Taf. I, Fig. 2). Die Ecken am Rande der Strahlen sind etwas abgerundet, oft so, dass der grösste Durchmesser des Strahls nicht am äussersten Rande, sondern ein wenig nach innen liegt. Auch in der zur Fläche des Schirmes senkrechten Richtung sind die Strahlen an ihren Enden etwas abgerundet. Am Rande sind die einzelnen Schirmstrahlen schon frühzeitig durch eine mehr oder weniger weit nach innen gehende Spalte von einander getrennt. An älteren Schirmen lösen sie sich meist ganz von ihren Nachbarn und stehen dann in unregelmässiger Anordnung neben und über einander.

Die Sporen sind vollkommen kuglig. Es gibt deren nach mehreren Zählungen 30—50 in einem Schirmstrahle. (Harvey's Abbildung zeigt eine beträchtlich grössere Anzahl.) Sie sind im Allgemeinen von ziemlich gleicher Grösse mit einem Durchmesser von 90—120  $\mu$ . Nur an der Basis der Strahlen findet man oft grössere, bis zu 200  $\mu$  Durchmesser, was wohl mit der Art ihrer Bildung zusammenhängt.

Auch bei *A. Calyculus* finden wir an der Basis des Schirmes Reihen von Ausstülpungen, Krägen, einen inneren und zwei äussere.

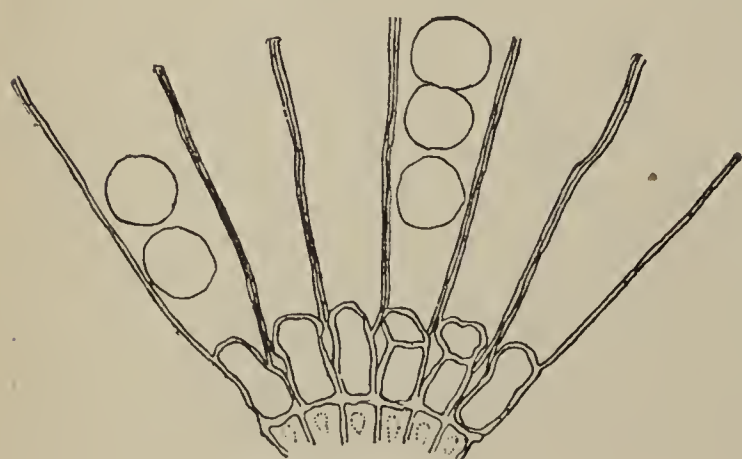


Fig. 1.

Die Gestalt dieser Krägen ergibt sich aus den Zeichnungen Fig. 1, 2 und 3, von denen Fig. 1 eine theilweise Ansicht des centralen Theiles des Schirmes von unten (oder aussen) gesehen darstellt, Fig. 2 einen Längsschnitt durch einen älteren Schirm an der Stelle, wo die Schirmstrahlen in den Stiel inserirt sind, Fig. 3 endlich einen Theil eines Längsschnittes an derselben Stelle durch einen jüngeren Schirm. Fig. 1 und 2 sind ungefähr 60 mal, Fig. 3 90 mal vergrössert.

Der innere und der obere äussere Kragen bilden eine Art Vor-kammer, durch welche die Schirmstrahlen mit dem Stiel zusammenhängen.

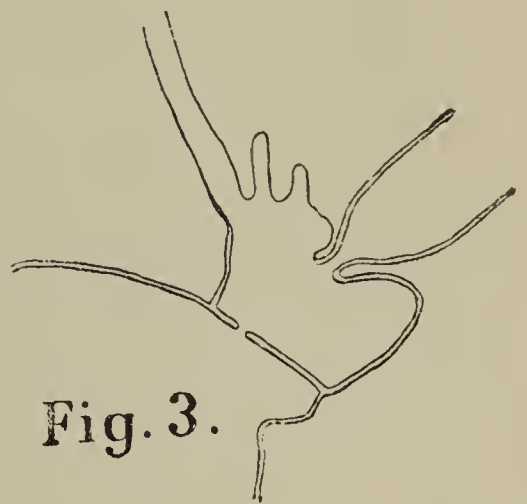
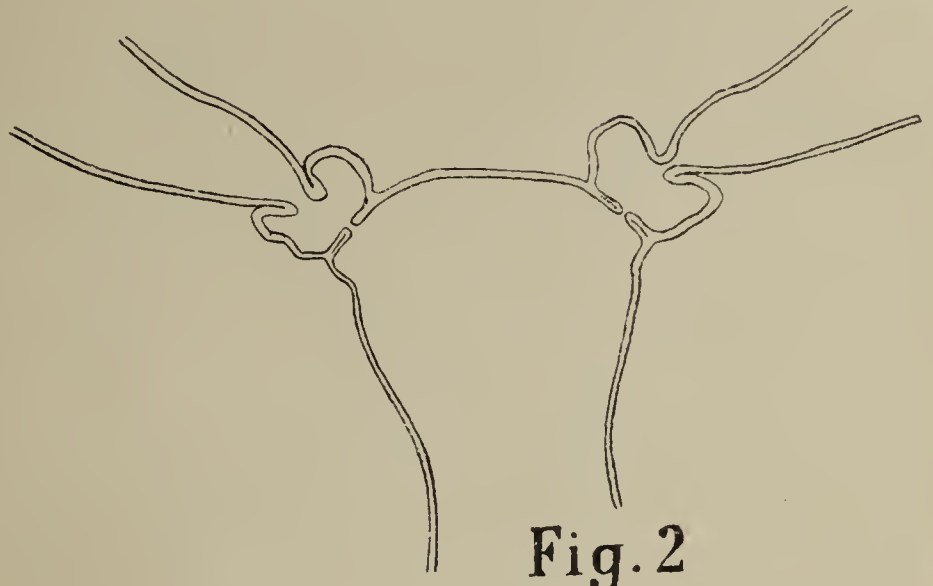


Dabei will ich besonders hervorheben, dass sowohl nach dem Stiel, wie nach dem Schirmstrahl zu der Zugang zur Vorkammer durch eine Einfaltung der Membran stark verengt ist (vgl. Fig. 2 und 3), wie dies schon Nägeli<sup>1)</sup> für *A. mediteranea* dargestellt hat. Der innere Kragen trägt

auf seiner abfallenden Böschung 3, seltener nur 2 in einer Reihe stehende Haare, von denen das oberste das jüngste ist. Sie sind, wenn ausgewachsen, ganz ähnlich gebildet, wie die Haare der Haarwirtel des Stiels. Fig. 3 ist von einem sehr jungen Schirm genommen, an dem die 2 oberen Haare

erst in der Entwicklung begriffen sind. Der obere äussere Kragen (vgl. Fig. 1) ist nach oben flach oder schwach ausgerandet, nie zweizählig wie nach Cramer bei *A. crenulata*. In der Mitte sieht man zuweilen eine Art Querleiste, die auch Cramer für *A. crenulata* angibt. Da nämlich manche Kragenkammern in der Mitte ihrer äusseren Wand etwas eingefaltet und hier auch stärker verdickt sind, so macht diese mit der Faltung verbundene Verdickung der Zellwand den Eindruck einer Leiste oder Querwand. Der obere und untere (äussere) Kragen sind bei unserer *Acetabularia* nicht durch eine Furche getrennt, sondern liegen unmittelbar auf einander; nur deutet manchmal ein schwacher Spalt in der Mitte der Zwischenwand eine Trennung an. Der untere äussere Kragen hat besonders stark verdickte Wände.

Unter 30 untersuchten Exemplaren unserer *Acetabularia* fand sich einer mit zwei aufeinander folgenden Schirmen, die durch einen Haarwirtel getrennt waren. An einem anderen fand ich die Ansatzstelle eines alten Schirms durch mehrere Haarwirtel von dem normal gebildeten oberen Schirme getrennt. Demnach wird wohl die wiederholte Bildung von Schirmen bei *A. Calyculus* nur ausnahmsweise stattfinden.



1) Nägeli, Algensysteme, Tab. III, Fig. 2.

Die Zellwand dieser Art ist nur schwach mit Kalk inkrustirt. Im Innern des Stiels und Schirms der untersuchten Exemplare fanden sich grosse Sphärokrystalle von Inulin. Stärke findet sich in Gestalt von kleinen Körnern in den Schirmstrahlen und besonders reichlich in den jungen Sporen.

Unter den erhaltenen von Dr. Bancroft hergestellten Präparaten war auch eines, das ein junges Exemplar von *Acetabularia Calyculus* (vor Ausbildung des Schirmes) enthielt. Dies obere Ende davon ist auf Taf. I Fig. 3 abgebildet. Man sieht hier, dass der Spross mehrere Haarwirtel trägt, die ganz so beschaffen sind, wie die an schirmtragenden Exemplaren, und dass er in eine dünne Spitze ausgeht, was leider in der Figur nicht ganz deutlich hervortritt. Die Entwicklung von *Acetabularia* ist von Dr. Bary für *A. mediterranea* genauer beschrieben worden; aus dem hier Gesagten ergibt sich, dass sie bei unserer *Acetabularia* ganz ähnlich verläuft. Ich mache noch besonders auf die grosse Aehnlichkeit aufmerksam, die der Scheitel von *Dasycladus occidentalis* (nach der Abbildung bei Cramer a. a. O. Taf. V, Fig. 2) mit der hier abgebildeten Jugendform von *Acetabularia* zeigt.

Die Exemplare von *A. Calyculus* die Quoy und Gaimard und Harvey beschrieben, stammten von Westaustralien. Nach Dickie soll diese Pflanze auch an der Insel Mauritius vorkommen.

## Phaeophyceae.

### Phaeosporae.

*Ectocarpus indicus*, Sonder.

Taf. I, Fig. 6; Taf. II, Fig. 7 und 8.

Deception Bay.

Unter den Algen, die auf der Forschungsreise S. M. S. Gazelle gesammelt wurden, war auch dieser *Ectocarpus*, auf Sargassum wachsend von der Moreton, Bay und ich habe ihn als *f. pumila* beschrieben.<sup>1)</sup> In dem vorliegenden Material war er reichlicher und in kräftigeren Exemplaren vorhanden und ich kann jetzt die dort gemachten Angaben vervollständigen.

*E. indicus* kam namentlich an dem Stiel von *Acetabularia* festhaftend vor. Kriechende, verzweigte, nahe bei einander liegende, vielfach hin und her gewundene Fäden wachsen dem Substrat dicht angeschmiegt. Aus der Mitte ihrer Zellen erheben sich Aeste, die rechtwinklig zum Substrat weiter wachsen; das sind die eigentlichen vegetativen Fäden. Auch das Ende eines kriechenden Fadens kann zum aufrechten Faden werden. Diese aufrechten Fäden sind bis 2 cm lang, flexil, hin und her fluthend.

Die Verzweigung ist meist monopodial, so dass oft eine Hauptaxe unterscheidbar ist, sonst unregelmässig und nach allen Richtungen ausgehend. Gewöhnlich folgen einige Aeste bildende Zellen auf einander

1) A. a. O. S. 19 d. Sep.-Abdr.



und darauf eine längere Reihe astloser. Manchmal kann man an der Basis der Aeste eine Stelle dauernder lebhafter Zelltheilung unterscheiden; sonst ist aber die Zelltheilung allgemein intercalar und dauert lange an.

Alle Aeste gehen in Haare aus, die oft eine sehr bedeutende Länge erreichen, indem immer neue Zellen des Fadens sich strecken, inhaltleer, und zu Haarzellen werden. (Vgl. das Habitusbild Taf. II, Fig. 7.) Namentlich gegen das Ende der Hauptaxe zu wird die Haarbildung an den Aesten sehr mächtig. So bestand hier z. B. ein Ast von 1,5 mm Länge nur zu 0,3 mm aus inhaltreichen Zellen, während darauf ein 1,2 mm langes Haar folgte. Der Durchmesser des Astes war an der Basis von  $20\ \mu$ , während das Haar von  $15\ \mu$  Durchmesser ab bis auf  $5\ \mu$  an der Spitze abnahm, sich also stark zuspitzte. Die Haare werden oben an jungen Aesten angelegt, die in eine sehr dünne Spitze ausgehen. Sie können daran bei unserer Art leicht von den jungen Sporangien unterschieden werden, die immer stumpf endigen. Durch fortwährenden Zuwachs von der Basis her nimmt die Zellenzahl des Haares und zugleich dessen Durchmesser zu, während oft die oberen dünnen Zellen abfallen. Durch Uebergang der vegetativen Zellen in Haarzellen erklären sich auch die verzweigten Haare, die man zuweilen antrifft.

Die Rhizoiden sind nur sehr schwach entwickelt, man findet sie als ganz kurze Fäden an der Basis älterer Aeste, die sich dadurch fester am Hauptstamme halten. Die Chromatophoren haben die Gestalt kleiner Körner und sind in grösserer Zahl in jeder Zelle vorhanden. Die Zellen bleiben immer dünnwandig, ein deutlicher Beweis, dass die Fäden keine lange Lebensdauer haben. Die Länge der vegetativen Zellen nimmt zwar im Durchschnitt von den Sprossenden nach der Basis hin zu, aber in Folge der ziemlich regellos thätigen intercalaren Zelltheilung findet man auch an alten Sprosstheilen oft noch ganz kurze Zellen. An den Sprossenden sind die Zellen je nach der Ordnung der Aeste  $15\text{--}50\ \mu$  lang, während sie in älteren Theilen bis  $140\ \mu$  lang werden. Die Haarzellen können sehr lang sein bis  $140\ \mu$  bei nur  $5\ \mu$  Durchmesser. Der Durchmesser der eigentlichen Fäden nimmt anfangs rasch zu, bleibt aber dann stationär; an den jüngsten Zellen beträgt er  $10\text{--}20\ \mu$  und geht an den ältesten Theilen bis zu  $40\ \mu$ .

Die pluriloculären Sporangien lassen zwei an Gestalt und Länge verschiedene Formen unterscheiden, die aber durch Uebergänge verbunden sind. An kräftigeren Fäden findet man die Form, die auf Taf. I, Fig. 6 und Taf. II, Fig. 7 dargestellt ist. Diese Sporangien sind regelmässig cylindrisch, oben stumpf endigend,  $50\text{--}130\ \mu$  (im Durchschnitt  $90\ \mu$ ) lang und von einem Durchmesser von  $15\text{--}30\ \mu$  (im Durchschnitt  $20\ \mu$ ). Die durchschnittliche Anzahl der Stockwerke im Sporangium beträgt 12, so dass eine Etage etwa  $7\ \mu$  hoch ist; dies ist also auch die Höhe eines einzelnen im Durchschnitt etwa quadratischen Sporenfachs. Die Sporangien der zweiten Form, die mehr bei dünneren Fäden vorkommen und auf Taf. II, Fig. 8 abgebildet sind, sind nach oben etwas conisch verschmälert, enden aber auch

stumpf. Sie haben eine Länge von 45—55  $\mu$  bei 15—20  $\mu$  Durchmesser. Die Höhe einer Etage beträgt im Durchschnitt 7  $\mu$ .

*E. indicus* ist noch von den Molukken und den Viti-Inseln bekannt.

*Ectocarpus siliculosus* Dillw. var.

Taf. II, Fig. 11.

Moreton Bay, auch vom Burpengary Creek.

Ich habe diesen *Ectocarpus* nach der Beschaffenheit der Chromatophoren und nach der Gestalt der Sporangien als *E. siliculosus* bezeichnet. Eine genaue Vergleichung mit den verschiedenen Formen von *E. siliculosus* mag für spätere Zeiten vorbehalten bleiben.

Die Fäden sind bis 3 cm lang. Die Verzweigung ist pseudodichotom, unregelmässig, doch so, dass zwischen jeder Dichotomie eine Anzahl Zellen ohne Aeste liegen. Die Zellenzahl dieser Internodien nimmt von der Spitze der Sprossen, wo sie 4—8 Zellen beträgt, in Folge lebhafter intercalarer Zelltheilung, und da Aeste normaler Weise nur an jungen Theilen gebildet werden, nach der Basis hin stark zu, so dass die älteren Internodien bis zu 170 Zellen lang sind. Die Zweige sind ebenso wie die Sporangien in der Jugend an den Enden zugespitzt. Aeltere Zweige gehen an den Enden in aus wenigen stark verlängerten Zellen bestehende Haare aus, die nie so lang sind wie bei *E. indicus*. An den Gabelungen sieht man zuweilen ganz geringe Anfänge von Rhizoiden. In jeder Zelle findet man ein Chromatophor in Form einer verästelten Platte. Sehr selten sind ältere Zellen durch eine mittlere Längswand getheilt. An älteren Theilen sind die Seitenwände stark verdickt, während die Querwände, bei der lang andauernden intercalaren Theilung gewöhnlich sehr dünnwandig sind. Die Seitenwand kann 5 mal so dick sein, wie die Querwand. Die Zellen der jüngsten Fadentheile sind 15—25  $\mu$  lang, bei 10—20  $\mu$  Durchmesser. Nach den älteren Theilen hin nimmt sowohl der Durchmesser wie die Länge der Zellen zu, aber letztere in Folge der langdauernden intercalaren Theilung nicht sehr bedeutend, so dass in älteren Theilen die Zellen ungefähr ebenso lang wie dick sind. Ich fand sie hier einmal 30  $\mu$  lang bei 35  $\mu$  Durchmesser, ein andermal 35  $\mu$  lang bei 30  $\mu$  Durchmesser.

Die pluriloculären Sporangien sind meist sitzend, seltener gestielt, gewöhnlich walzlich oder nach oben etwas verschmälert, an der Spitze plötzlich in ein dünnes 5—10 zelliges Haar ausgehend. Ausnahmsweise kommt es vor, dass einzelne Zellen des Sporangiums, z. B. mittlere oder auch obere, vegetativ blieben. Auch wirklich intercalare Sporangien kommen vor, wo, nach Anlage des Sporangiums, dessen obere Zellen zu einem weiter wachsenden, Zweigebildenden Faden sich entwickeln, doch ist dies selten der Fall.

Die normal entwickelten Sporangien sind 100—300  $\mu$ , im Durchschnitt 200  $\mu$  lang. — Der grösste Durchmesser schwankt viel weniger. Er liegt zwischen 15 und 25  $\mu$ , im Durchschnitt ist er von 20  $\mu$ . Die durchschnittliche Höhe einer Etage beträgt 5  $\mu$ . Das Haar an der Spitze des Sporangium kann bis 500  $\mu$  lang werden. Von diesen normalen Sporangien sind diejenigen sehr verschieden, die sich an



sehr alten Theilen der Fäden finden und die ich adventive Sporangien nennen will, da sie sich sehr ähnlich den adventiven Zweigen verhalten, die an denselben Fadentheilen auftreten. Wie diese stehen sie nicht an dem apicalen Ende der Zelle in spitzem Winkel, sondern seitlich in der Mitte rechthöckig zur Seitenwand; sie sind kurzwalzenförmig oder etwas keglig und enden stumpf, ohne Haar. Sie sind durchschnittlich nur 35—50  $\mu$  lang bei 20  $\mu$  Durchmesser.

*E. siliculosus* scheint allgemein verbreitet zu sein.

*Ectocarpus simpliciusculus* Ag. var. *vitiensis*.

Taf. II, Fig. 9 und 10.

Moreton Bay.

Die aus der Moreton Bay vorliegenden Exemplare stimmen genau überein mit den von mir in den Algen der Gazelle<sup>1)</sup> von der Vavan-Insel beschriebenen. Ich kann mich hier darum kurz fassen, und im Uebrigen auf jenes Werk verweisen.

Die Fäden sind bis 3 mm lang. Der Durchmesser des ganzen Fadens bleibt von der Spitze bis zur Basis fast gleich (15—25  $\mu$ ). Die Länge der Zellen ist am Vegetationspunkte etwa 10  $\mu$ , in älteren Theilen bis 75  $\mu$ . Die Aeste sind dünner, die Astbildung sehr sparsam. Die Chromatophoren finden sich als kleine Körner in grösserer Anzahl in jeder Zelle. Die pluriloculären Sporangien, meist sitzend, etwas kegelförmig, sind im Durchschnitt 85  $\mu$  lang bei 25  $\mu$  Durchmesser; die Etagenhöhe beträgt 7  $\mu$ .

Ausserdem fand ich aber noch einen Faden, der auf eine sehr lange Strecke in ein pluriloculäres intercalares Sporangium verwandelt war. Taf. II, Fig. 10 stellt diesen Faden dar, leider etwas verwaschen.

Die Varietät ist noch von Oceanien bekannt, die Hauptform aus Europa.

## Florideae.

**Gigartininae** Schmitz.

**Rhodophyllidaceae** Schmitz.

*Catenella Opuntia* Grev.

Moreton Bay.

Vgl. Harvey, Phycologia australis Tab. 296. Unsere Exemplare hatten Tetrasporangien.

Die Alge ist noch von Südastralien, Neuseeland und von Europa bekannt.

**Rhodymeninae** Schmitz.

**Sphaerococcaceae** Schmitz.

*Hypnea divaricata*.

Harvey, Phyc. austr. Cat. Kütz., Tab. Phyc. XVIII. T. 25.

Vgl. Gazelle, Algen S. 46.

1) A. a. O. S. 20.

**Ceramiaceae** Schmitz.

*Callithamnion corymbosum* (Engl. Bot.), Lyngbye, var. *australis*.  
Taf. III, Fig. 14—18.

Deception Bay.

Dies *Callithamnion* war z. Th. am Stiel der *Acetabularia Calyculus* befestigt. Der Thallus war bis 2 cm lang, durchweg aus unberindeten verzweigten Zellfäden bestehend. Die Verzweigung ist (pseudo)-dichotom, so dass meist jede Zelle an ihrem Ende zwei Aeste trägt, doch sind die Aeste oft ungleich ausgebildet, wesshalb die ganze Pflanze nicht so regelmässig verzweigt aussieht wie in den Tafeln 33—35 der *Etudes phycologiques* von Thuret und Bornet, auf welche ich wegen weiterer Angaben überhaupt verweise.

Die Scheitelzellen tragen oft Haare, ohne dass dadurch ihr Wachsthum und Theilung irgendwie beeinflusst werden. Die Haare fallen leicht ab. Astbildung sowohl wie Theilung durch Querwände erfolgt in der Regel nur in der Scheitelzelle, die Aeste entstehen als Seitensprosse, werden aber bald so stark wie der Hauptspross. Zuweilen bilden sich die Aeste auch erst an älteren Zellen. Die von der Scheitelzelle durch plane Wände abgeschnittenen Zellen wachsen dann in die Länge, bis zur vierten Zelle sehr rasch, von da ab sehr langsam. Immerhin erreichen sie eine Länge bis zu 250  $\mu$ . So fand ich an einem Aste die Scheitelzelle 13  $\mu$  lang bei 10  $\mu$  Durchmesser, die vierte Zelle vom Scheitel ab war 62  $\mu$  lang bei 15  $\mu$  Durchmesser, die zwanzigste (längste) 165  $\mu$  bei 27  $\mu$  Durchmesser; während die Zelle des Fadens, von der der Ast abging, eine Länge von 250  $\mu$  und einen Durchmesser von 60  $\mu$  besass. In Bezug auf den Durchmesser ist noch zu bemerken, dass die Wand der untersuchten Exemplare sehr stark gequollen war, bei der 20. Zelle kam die Hälfte des Durchmessers auf die gequollene Membran (Collode) und bei der zuletzt erwähnten von 60  $\mu$  Durchmesser kamen 20  $\mu$  auf die Zellhöhlung, 40  $\mu$  auf die dicke Zellwand. Die tetraedrisch getheilten Tetrasporangien (vergl. Taf. III, Fig. 16) von durchschnittl. 40  $\mu$  Durchm. waren an den australischen Exemplaren etwas sparsamer vorhanden als bei den in den *Etudes Phycol.* abgebildeten. Dagegen stimmen die Exemplare mit Cystocarprien (Taf. III, Fig. 17) und Antheridien (Taf. III, Fig. 18) ganz mit den dort gegebenen Abbildungen überein.

Die Varietät unterscheidet sich nach Allem nur wenig von der europäischen Form. Freilich sind die Exemplare viel kleiner, doch da sie nur zufällig mit anderen Formen gesammelt wurden, ist es wohl möglich, dass auch in Australien Exemplare wachsen, die den europäischen an Grösse gleich kommen.

*Callith. corymbosum* ist von Europa und Nordamerika bekannt.  
*Callithamnion corymbosum* Lyngb. f. *monospora*.

Taf. III, Fig. 14 u. 15.

Deception Bay.

Mit dem vorigen erhielt ich, wenn auch nur in wenig Exemplaren, eine Monosporen tragende Form, die Harvey's *Corynospora australis*



(Phycol. austral. Tab. 253) ziemlich ähnlich ist. Nur sitzen die Monosporen anders, nämlich immer unterhalb der Gabelung (vgl. Taf. III, Fig. 15). Auch ist die ganze Pflanze augenscheinlich weniger robust und sie könnte daher vielleicht noch besser zu *Corynospora gracilis* Harvey (Phyc. austral. Cat. S. 50) passen. Indessen stimmt diese Form in ihrem vegetativen Theile so genau mit dem früher beschriebenen Tetrasporangien führenden *Callith. corymbosum* überein, dass ich es für am besten halte, sie zu diesem zu stellen. Volle Sicherheit über die Zusammengehörigkeit beider wird man wohl nur durch an Ort und Stelle gemachte Beobachtungen erlangen können. Man könnte vielleicht auch denken, dass die Monosporen nur unentwickelte Tetrasporangien wären; dem widerspricht aber ihre etwas abweichende Gestalt, sowie der Umstand, dass sie an einem Exemplar oft in sehr grosser Zahl vorkommen, ohne dass man an demselben Tetrasporangien fände, während letztere in der Regel an demselben Object auf sehr verschiedene Entwicklungsstufen zu beobachten sind. Diese Monosporen haben eine etwas keulige, nach unten sich verschmälernde Gestalt. Sie sind im Durchschnitt etwa 12  $\mu$  lang bei 6  $\mu$  Durchmesser. Wie man Taf. III, Fig. 15 sieht, erkennt man bei ihnen oft den Zellkern sehr deutlich, ebenso die Plasmaverbindung mit den Trägerzellen, letzteres vielleicht ein Beweis, dass sie noch nicht ganz reif sind.

*Spyridia filamentosa* (Wulfen) Harvey.

Moreton Bay.

Allgemein verbreitet.

*Ceramium pygmaeum*? Kütz.

Moreton Bay und Deception Bay.

Vgl. das in Gazelle, Algen, S. 39 Gesagte.

Vom Mittelmeer bekannt.

### **Rhodomelaceae** Schmitz.

*Polysiphonia mollis*? Hooker f. et Harv.

Taf. III, Fig. 13. Taf. IV, Fig. 20—22.

Deception Bay. Moreton Bay.

Diese, wie es scheint, an den Küsten Australiens sehr häufige *Polysiphonia* (ich erhielt sie auch von Adelaide), habe ich in den Algen der Gazelle S. 50 unter dem Namen *P. havannensis* Mont. beschrieben. Jetzt glaube ich sie nach Vergleich mit Exemplaren von *P. tongatensis* Harv., die ich aus Neu-Caledonien besitze und die nach J. Ag. Sp. Alg. S. 968 wahrscheinlich mit *P. mollis* Harv. identisch ist, besser mit dem obigen Namen zu bezeichnen. Eine sichere Bestimmung wird erst nach Vergleich mit den Originalen von *P. mollis* möglich sein. Es mögen hier einige Zusätze und Berichtigungen zu dem in den Algen der Gazelle Gesagten Platz finden.

*P. mollis* Harv. gehört zu den immer unberindeten *Polysiphonien* mit 4 pericentralen Zellen. Der Querschnitt ist kreisförmig oder schwach vierkantig. An den Sprossenden stehen bis 0,4 mm lange dichotom verzweigte Haare, sie werden früh farblos und fallen meist

bald ab, seltener bleiben sie auch an den älteren Theilen erhalten. Jedes Glied trägt an der oberen Querwand, an der Grenze zwischen zwei pericentralen Zellen ein solches Haar. Darum stehen diese auch in regelmässiger  $\frac{1}{4}$ -Stellung. Beim Abfallen lassen sie je eine ganz kurze, nicht über die pericentralen Zellen hervorragende, farbigen Inhalt führende basale Zelle zurück. Aus dieser entspringen die normalen Aeste. Sie gehen nach den verschiedensten Richtungen und werden in geringer Zahl in unregelmässigen Zwischenräumen angelegt, so dass 6—18 und mehr Zellen lange Internodien wechselweise vorkommen. Die Aeste können sich wiederholt verzweigen; eine deutliche Hauptaxe ist nicht vorhanden. Die Zellwände sind etwas zum Quellen geneigt.

Ueber Länge und Durchmesser der Glieder gibt folgende kleine Tabelle Auskunft.

	Länge	Durchm.
	$\mu$	$\mu$
Scheitelz.	10	9
6. Glied v. o.	4	12
10.   "   "   "	5	15
15.   "   "   "	12	23
23.   "   "   "	40	34

Von hier ab wachsen die Glieder an Länge und Durchmesser nur sehr langsam, wie aus folgender Tabelle über Länge und Durchmesser der Glieder hervorgeht.

Entf. v. Sch.	Länge	Durchm.
mm	$\mu$	$\mu$
0,08	8	20
0,16	12	27
0,24	16	40
0,41	40	53
0,7	62	52
1,7	92	61
2,5	105	67
5,0	160	72
8,2	180	73
12,0	183	76

Man sieht, dass hier der Durchmesser des Glieds anfangs grösser ist als die Länge. Weiterhin hört das Wachsthum des Durchmessers fast auf, während das Längenwachsthum noch anhält und die Glieder werden 2—3 mal so lang als dick; doch ist dies nicht nothwendigerweise der Fall, das Wachsthum des Durchmessers kann auch länger anhalten, wie in dem in den Algen der Gazelle angeführten Falle, und die älteren Glieder sind dann ebenso lang als dick.

Die Tetrasporen tragenden Zweige (Taf. IV, Fig. 20 u. 21) sind nur wenig gegen die normalen verändert, zuweilen etwas hin und her gekrümmt, meist fast gerade.



Die Antheridien (Taf. IV, Fig. 22) sitzen in der Regel auf der zweiten Zelle eines Haares, so dass ihr Stiel zweizellig ist, aus der kurzen Basalzelle und der ersten etwas verlängerten Zelle des Haars bestehend. Einmal fand ich an einem Haar zwei Antheridien, und zwar an dem auf Taf. IV, Fig. 22 dargestellten Exemplar. Der Theil des Haars, oberhalb der Antheridie, fällt leicht ab, aber auch die Antheridie selbst löst sich, wenn sie reif ist, leicht von ihrem Stiel. Die Antheridie endigt oben stumpf. Die in den Algen der Gazelle Taf. XI dargestellten Antheridien waren nicht vollständig ausgebildet.

Die Cystocarprien (Taf. III, Fig. 13) weichen in der Gestalt etwas von denjenigen ab, die ich in den Algen der Gazelle beschrieben habe; sie stehen auf kurzen dicken Stielen und sind etwa ebenso hoch als breit. Im Durchschnitt fand ich den Stiel etwa 75  $\mu$  lang bei 25  $\mu$  Durchmesser, die Kapsel etwa 250  $\mu$  hoch und 260  $\mu$  im Durchmesser.

Diese Polysiphonia scheint mir der *P. havannensis* Mont. und *P. insidiosa* Cronau nahe zu stehen und sich von ihnen durch die sparsame unregelmässige Verzweigung und die lang vorgestreckten nackten Aeste zu unterscheiden. Sie kommt in Australien und Oceanien vor.

Einige Algen von der Moreton Bay sind in dem Bericht über die Forschungsreise der Gazelle veröffentlicht. Sonst sind mir keine weiteren Angaben über die dortige Algenflora bekannt. Eine Zusammenstellung wird sich erst empfehlen, wenn die Zahl der bekannten Algen etwas grösser geworden ist.

Als Anhang folgen hier zwei neue Meeresalgen von Adelaide aus einer Sammlung, die mir durch Vermittelung von Herrn Dr. Christ in Basel zur Bestimmung übermittelt wurde.

*Sphacelaria biradiata* n. sp.

Taf. II, Fig. 12.

Adelaide, Australia.

Habitu et ramificatione Sphacelariae cirrhosae Roth vel Sphacelariae Hystrii Suhr (Reinke, Sphacelarieen p. 13) similis, thallus Laurenciae tasmanicae externe adhaerens, gemmae stipitatae, duobus radiis lanceolatis constitutae, inter duos radios pilo tenui porrecto instructae.

Die Haftscheiben dieser Sphacelaria sitzen an der Aussenfläche des Thallus der Laurencia. Von ihnen aus erheben sich mehrere aufrechte Axen, die als Seitensprosse Zweige, Brutknospen und Haare tragen. Die Zweige sind in der Regel der Hauptaxe gleichartig; sie sind unregelmässig gestellt, bald dicht gedrängt, bald weit von einander entfernt, annähernd in einer Ebene gelegten. Meist steht an jedem Gliede nur ein Ast, selten sind zwei einander opponirt. Die Aeste entstehen durch Auswachsen der Rindenzellen. Auf dem Querschnitt des Fadens erkennt man, dass die peripherischen Zellen keinen vollständigen Ring bilden, d. h. die vier pericentralen Zellen reichen bis zur Aussenfläche. Die Haare gehen durch Theilung aus der Scheitelzelle hervor, es sind einfache 8—10 zellige Zellfäden,

bald collabirend und absterbend. In der Regel entsteht bei jeder Quertheilung der Scheitelzelle auch ein Haar, das später quer zur Scheidewand gestellt ist. Oft stehen mehrere auf einander folgende Haare an derselben Seite der Axe.

Die für die Art hauptsächlich charakteristischen zweistrahligten Brutknospen stehen auf einem 5—8 zelligen Stiel, dessen untere Zellen schmal und ungetheilt sind. Nach oben zu wird er breiter, die oberen Zellen sind in der Weise der Stammzellen durch Längswände getheilt. Die zwei opponirten Strahlen sind in der Mitte am breitesten, an Basis und Spitze verschmälert, aber mit stumpfen Enden. Ihre Zellen sind durch Längswände getheilt, nur an der Spitze findet man eine oder einige nicht getheilte. Am Scheitel der Brutknospe zwischen den beiden Strahlen steht ein dünnes aus 15—20 Zellen bestehendes Haar.

Die mir vorliegenden Pflanzen waren bis 1,5 cm lang. Der Durchmesser der Sprosse ist gewöhnlich in der Mitte am grössten und nimmt von da nach unten und oben ab, ist aber je nach der Natur der Sprosse sehr verschieden; er liegt zwischen 30—60  $\mu$ . Die einzelnen Glieder sind gewöhnlich ebenso lang oder etwas kürzer als der Durchmesser. Der Stiel der Brutknospen ist durchschnittlich etwa 190  $\mu$  lang mit 55  $\mu$  grösstem Durchmesser. Die Strahlen haben eine durchschnittliche Länge von 280  $\mu$  bei einem grössten Durchmesser von 40  $\mu$ . Fructificationsorgane konnte ich nicht finden.

Von der einzigen mir bekannten Sphacelaria mit zweistrahligten Brutknospen, *Sph. furcigera* Kütz., unterscheidet sich unsere Art durch lanzettliche Strahlen und durch das centrale Haar; auch liegt bei jener die Haftscheibe (nach Reinke) im Gewebe des Wirthes.

*Callithamnion ovuligerum* n. sp.

Taf. IV, Fig. 19, 23 und 24.

Adelaide, Australia.

Thallus Algis (Laurenciae tasmanicae) affixus, axis filis articulatis, cellulis elongatis, ecorticatis constitutus, ad geniculos ramos conformes vel ramos verticillatos breviarticulatos ferentes, qui ramulos unicellulares oviformes vel ellipsoideos gerunt. Cystocarpia in axibus principalibus terminalia, juniora a ramis subtus natis partim involuta, adultiora nuda e favellis multipartitis constituta. Tetrasporangia tetraedrice divisa, singula sessilia, ad primum geniculum ramorum affixa.

Diese Alge ist an der Laurencia durch Haftorgane befestigt. Häufig findet man einen auf dem Substrat kriechenden gegliederten Faden, der auf der unteren Seite Haftorgane trägt, während von der entgegengesetzten zahlreiche aufrechte Axen ausgehen. Der Thallus besteht durchweg aus wiederholt verzweigten, unberindeten Zellfäden. Die Axen sind verschieden ausgebildet. Wir haben da Axen erster Ordnung mit ziemlich langgestreckten Gliedern von grösserem Durchmesser, deren Seitenäste ihnen gleichartig sind oder Axen zweiter oder höherer Ordnung mit mehr verkürzten Gliedern darstellen. An diesen finden wir endlich Axen letzter Ordnung, die nur aus einem einzelligen kurzcyllindrischen oder eiförmigen Gliede bestehen. Alle



Axen zeigen ein begrenztes Wachsthum. Die Hauptaxen enden in ein Cystocarp, oder sie sind, wie auch die Axen höherer Ordnung, an der Spitze von drei kurzcyllindrischen oder eiförmigen schon oben erwähnten Zellen gekrönt, deren eine die Fortsetzung der Axe darstellt, während die beiden anderen Seitenzweige sind. Die zu neuen Axen erster Ordnung werdenden Aeste sprossen namentlich unterhalb der Cystocarpien aus (vgl. Taf. IV, Fig. 24), wo sie zunächst sich über das junge Cystocarp zusammenneigend eine Art Hülle bilden, später aber gerade weiter wachsen und oft wieder in Cystocarpien enden.

Zwischen den Axen verschiedener Ordnung besteht keine scharfe Grenze, sie gehen allmählich in einander über. Ursprünglich trägt jedes Glied nur zwei opponirte Seitenzweige, wie man namentlich an den jungen Sprossen unter den Cystocarpien sehen kann; später sprossen an demselben Knoten noch weitere Aeste aus, so dass Astwirtel entstehen (vgl. Taf. IV, Fig. 24). Rhizoiden mit Haftorganen fand ich nur an den dem Substrat benachbarten Axen; es sind kurze Sprosse, die in eine aus dicht bei einander liegenden, kurzen Aesten gebildete scheibenförmige, einschichtige Zellplatte ausgehen.

Die reichlich vorhandenen Cystocarpien stehen terminal an Axen erster Ordnung. Die Favellen bestehen aus einem grösseren zuerst gebildeten Sporencomplex, an dessen Basis dann andere hervorsprossen; die auf Taf. IV, Fig. 23 und 24 abgebildeten sind beide sehr jung.

Die Tetrasporangien (Taf IV, Fig. 19) sind tetraedrisch getheilt; sie sitzen einzeln meist an den ersten Gliedzellen secundärer Aeste, zuweilen auch an Zweigen, die von diesen ausgehen. Leider waren in meinem Material Exemplare mit Tetrasporangien nur sehr sparsam und in schlechter Erhaltung vorhanden. Exemplare mit Antheridien konnte ich nicht finden.

Die Glieder der kräftigsten Axen waren bis 400  $\mu$  lang, bei einem Durchmesser bis zu 120  $\mu$ . Die Glieder der dünneren Hauptaxen waren 100—200  $\mu$  lang mit einem Durchmesser von 20—50  $\mu$ . An den Aesten höherer Ordnung nahmen dann Länge und Durchmesser der Gliederzellen allmählich ab. Die kurzen Zellen, welche die Aeste letzter Ordnung darstellen, sind 8—13  $\mu$  lang bei einem Durchmesser von 4—7  $\mu$ .

Herr Prof. Dr. Schmitz, der die Freundlichkeit hatte mir über diese Art, sowie über einige andere Algen von Adelaide, über welche ich vielleicht später berichten werde, werthvolle Mittheilungen zu machen, schreibt mir über ihre systematische Stellung Folgendes:

„Die Callithamnion-Art aus Adelaide erinnert mich sehr an *Call. spinescens* Kütz. (Tab. Phyc. XI, T. 88), doch habe ich von letzterer Art bisher kein authentisches Material gesehen, so dass ich zögere, Ihre Alge direct als *Call. spinescens* Kütz. zu bestimmen. Dann steht Ihre Alge dem *Call. aculeatum* Harv. sehr nahe, ist aber meines Erachtens nicht identisch damit (different ist z. B. die spezielle Gestaltung der kleineren Wirtelästchen, desgl. auch der Habitus der fructificirenden Pflanze). Weiterhin nähert sich Ihre Alge auch ein wenig dem

*Call. Mülleri* Sond., das J. Agardh jetzt zum Typus einer besondern Gattung *Heterothamnion* erheben will. (Vgl. J. Agardh, *Analecta algologica* (Ex act. Soc. Lundensis Vol. 28 Lund 1892 p. 7 u. 25).

### Erklärung der Tafeln.

Die Tafeln I—IV wurden auf mikrophotographischem Wege hergestellt. Zu diesem Zwecke diente ein einfacher mikrophotographischer Apparat und ein Zeiss'sches Mikroskop mit den Systemen aa, AA, A, B und D nebst dem Projections-ocular 2. Die Aufnahme erfolgte theils bei Gaslicht, theils bei dem diffusen Tageslicht eines nach Norden gerichteten Fensters. Bei diesen Arbeiten bin ich von meinem Neffen Dr. P. Askénasy wesentlich unterstützt worden.

Von den von mir aufgenommenen Negativplatten wurden in der Lichtdruckanstalt von Kühl & Co. positive Bilder auf Albuminpapier gefertigt, diese auf eine Tafel zusammengestellt, davon ein photographisches Negativbild aufgenommen und von diesen erst ein Bild auf der Lichtdruckplatte genommen. An den Bildern wurden keinerlei Aenderungen vorgenommen. Dass die Figuren nicht alle gelungen sind, wird man theils dem Mangel an Uebung, theils dem wiederholten Umdrucke, bei dem ich nicht zugegen sein konnte, zu Gute halten. Doch glaube ich, dass sie immerhin zeigen, dass die Mikrophotographie ein werthvolles Hilfsmittel zur Herstellung von Habitusbildern von Algen darstellt.

#### Tafel I.

- Fig. 1. *Merismopoedia revolutiva* n. sp. Vg. 1/80.  
 Fig. 2. *Acetabularia Calyculus* Harv. Schirm mit sehr jungen Sporen von oben gesehen, rechts ein Theil des Stiels. Vg. 1/25.  
 Fig. 3. Oberer Theil eines jungen Exemplars von *Acetabularia Calyculus* Harv. vor Bildung des Stiels. Vg. 1/25.  
 Fig. 4. *Cladophora fertilis* n. sp. Vg. 1/25.  
 Fig. 5. Dieselbe. Vg. 1/40.  
 Fig. 6. *Ectocarpus indicus* Sond. Form mit cylindrischen (pluriloc.) Sporangien. Vg. 1/210.

#### Taf. II.

- Fig. 7. Dieselbe Form Vg. 1/40.  
 Fig. 8. *Ectocarpus indicus* Sond. Kleinere Form mit mehr conischen Sporangien. Vg. 1/210.  
 Fig. 9. *Ectocarpus simpliciusculus* Ag. var. *Vitiensis*. Vg. 1/50.  
 Fig. 10. Dasselbe mit intercalarem Sporangium. Vg. 1/50.  
 Fig. 11. *Ectocarpus siliculosus* Dillw. var. Vg. 1/40.  
 Fig. 12. *Sphacelaria biradiata* n. sp. Vg. 1/50.

#### Taf. III.

- Fig. 13. *Polysiphonia mollis* Harv., Cystocarp. Vg. 1/60.  
 Fig. 14. *Callithamnion corymbosum* Lyngb., forma *monospora*. Vg. 1/60.  
 Fig. 15. Dasselbe. Vg. 1/280.  
 Fig. 16. *Callith. corymbosum* Lyngb. mit Tetrasporangien. Vg. 1/60.  
 Fig. 17. Dasselbe. Cystocarp. Vg. 1/50.  
 Fig. 18. Dasselbe mit Antheridien. Vg. 1/80.

#### Taf. IV.

- Fig. 19. *Callithamnion ovuligerum* n. sp. Tetrasporangien. Vg. 1/80.  
 Fig. 20. *Polysiphonia mollis* Harv. Tetrasporangien. Vg. 1/40.  
 Fig. 21. Dieselbe. Vg. 1/25.  
 Fig. 22. Dieselbe. Antheridien. Vg. 1/40.  
 Fig. 23. *Callithamnion ovuligerum* n. sp. Thallus mit einem jungen Cystocarp. Vg. 1/50.  
 Fig. 24. Dasselbe mit sehr jungem Cystocarp. Vg. 1/50.



# Ueber die Regenerationsvorgänge bei den Siphonaceen.

Ein Beitrag zur Erkenntniss der Mechanik der Protoplasmaabewegungen.

Von

**Paul Klemm.**

Hierzu Tafel V und VI.

Abgesehen von einigen früheren gelegentlichen Beobachtungen<sup>1)</sup> ist besonders durch die Untersuchungen Hansteins<sup>2)</sup> bekannt, dass die Algen der Gattung *Vaucheria* durch eine auf den ersten Blick ausserordentlich erscheinende Regenerationsfähigkeit ausgezeichnet sind. Schien es doch danach, als ob Theile des Protoplasmas einer Zelle von sehr verschiedener und oft sehr wenig Masse zur Regeneration befähigt seien. Seit wir durch die Untersuchungen von Schmitz<sup>3)</sup> wissen, dass die Siphonaceen zahlreiche Zellkerne besitzen, liegt aber die Sache wesentlich anders. Der Gedanke, dass ein tieferer Gegensatz bestände zwischen der Empfindlichkeit des Protoplasmas der *Vaucherianschläuche* und dem der Zellen höherer Pflanzen<sup>4)</sup>, wird dadurch in ein ganz anderes Licht gerückt. Denn durch den Besitz zahlreicher Kerne sind auch die Siphonaceen wie die übrigen Organismen, bei denen man auf den ersten Blick erkennt, dass sie aus zahlreichen Lebeenseinheiten bestehen, als Kolonien solcher Lebeenseinheiten gekennzeichnet. Wenn aus einer kleinen Portion des Inhalts eines *Vaucheria*schlauches also ein neues Pflänzchen hervorsprosst, so ist dies im Grunde genommen nicht anders, wie bei einem Algenfaden, den man in viele Stücke zerschneidet und von denen jedes, sobald es nur eine unverletzte Zelle enthält, wieder zu der Gestalt, in der uns die Pflanze gewöhnlich entgegentritt, zu einem neuen Faden auswachsen kann.

---

1) S. Pfeffer, Physiologie II, S. 173.

2) Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas. II. Reproduction u. Reduction v. *Vaucheria*zellen. Hansteins botan. Abhandl. IV, 2. Heft S. 46 ff. S. auch Haberlandt, Ueb. d. Bez. zw. Function u. Lage des Zellkerns. 1887, S. 83 ff.

3) Beobachtungen über die Siphonocladaceen. 1879. Festschrift der naturforschenden Gesellschaft zu Halle.

4) Hanstein, a. a. O. S. 47 u. S. 54.

Der Unterschied beruht eben nur darin, dass bei den Siphonaceen nicht jede Lebeenseinheit, nicht jede „Energide“<sup>1)</sup> ihre besondere Membran und ihren besonderen Saft Raum besitzt, sondern alle von einem Mutterindividuum abstammenden Energiden eine gemeinsame Membran und einen gemeinsamen Saft Raum haben. Das Protoplasma der Siphonaceenindividuen ist ein „Symplast.“<sup>2)</sup> Die Masse einer einzelnen Energide erscheint dadurch nicht genau begrenzt, erscheint nicht als morphologische Einheit, trotzdem bleibt sie physiologische Einheit und von jeder solchen dürfen wir annehmen, dass sie, insofern sie nur unverletzt bleibt, die Regeneration eines neuen Pflänzchens einleiten kann.

Die geringere Empfindlichkeit des seiner Zellhaut entkleideten Protoplasmas der Siphonaceenschläuche im Vergleich zu der anderer Pflanzen ist aber unter den obwaltenden Verhältnissen leicht verständlich, sie ist in der Besonderheit begründet, dass das zu einer Energide gehörende Protoplasma nicht zu einer zarten gespannten Blasen haut geformt ist, die erst Halt bekommt durch die Cellulose wand, sondern ein Klümpchen darstellt, das fähig ist, manchen Gefahren zu widerstehen, die einem zartwandigen, der schützenden Zellhaut entkleideten Bläschen verhängnissvoll werden. Haben wir also auch keinen Grund zu folgern, dass die Empfindlichkeit des Protoplasmas an sich gegen mechanische Einflüsse in dem einen Falle wesentlich verschieden sei von der im andern, so ist doch klar, dass die Verhältnisse des Aufbaus den Siphonaceen eine grössere Widerstandsfähigkeit sichern, wie den Protoplasamassen der meisten anderen Pflanzen.

Deshalb glaubte ich, dass sich das Protoplasma der Siphonaceen gut dazu eignen müsse, lebensfähiges Protoplasma in solchen Quantitäten zu gewinnen, dass man eine Reihe von Experimenten damit anstellen könnte, die für die Erkenntniss der Leistungen desselben grosse Bedeutung haben, und für welche die nackten Protoplasamassen der Myxomyceten, die ja auch in grösseren bequem zu handhabenden Mengen zu erlangen sind, ganz unbrauchbar oder nur bedingt tauglich sind. Besonders richtete ich mein Augenmerk auf die grösseren Siphonaceen des Meeres: *Caulerpa*, *Bryopsis*, *Derbesia* und *Valonia*, die ich während eines etwa siebenwöchentlichen Aufenthaltes in der zoologischen Station zu Neapel zu untersuchen Gelegenheit hatte. Der Aufenthalt war leider nur zu kurz, um mir ausgedehntere Unter-

---

1) Dieser treffende von Sachs vorgeschlagene Name (Flora 1892 S. 57) ist für eine kurze bestimmte Ausdrucksweise gerade hier sehr willkommen.

2) Hanstein, Einige Z. a. d. Biol. d. Prot. S. 9.



suchungen zu erlauben, immerhin lernte ich die Objecte und die Möglichkeit kennen, inwiefern dieselben für Protoplasmauntersuchungen Erfolg versprechen und Vorthelle gewähren.

In vorliegendem Aufsatz werde ich einige Untersuchungsergebnisse besprechen, die auf mehr oder weniger tiefgreifende mechanische Verletzungen und die Regeneration aus kleinen Theilen Bezug haben und aus denen man Schlüsse von allgemeiner Bedeutung ziehen kann.

Zunächst werde ich beschreiben, wie locale Verletzungen und Trennungen des Protoplasmas innerhalb der Zellhaut, wie man sie bei *Derbesia* leicht erreichen kann, wieder heilen. Doch seien einige Worte vorausgeschickt, die kurz ein Bild des zuerst zu besprechenden Untersuchungsobjectes *Derbesia Lamourouxii* geben sollen. Die Schläuche derselben wachsen in dichten Rasen und sind wenig verzweigt, nur am Grunde sind häufig einige dünnere chlorophyllarme oder chlorophyllfreie rhizoidartige Auszweigungen vorhanden. Der Hauptkörper ist ein meist unverzweigter an der Spitze keulig erweiterter Schlauch, der nur selten einige wenige dünnere Auszweigungen trägt. Die Hauptschläuche werden bis 2 mm dick. Das mikroskopische Bild ist ein dem von *Vaucheria* sehr ähnliches. Das Plasma fand ich meist, wenn auch in sehr langsamen Strömen, sich bewegend. Dass Bewegung stattfindet, erkennt man deutlich, wenn man Chlorophyllkörper an der Grenze des Gesichtsfeldes ins Auge fasst; sie verschwinden langsam oder rücken weiter ins Gesichtsfeld herein. Die Richtung der Ströme lässt sich schon an der Anordnung der Chlorophyllkörper leicht erkennen. Sie sind dort in Reihen geordnet, die, nebeneinander verlaufend, mehr oder weniger breite Bahnen bilden, in welche aus den benachbarten ruhenden oder entgegengesetzt strömenden Theilen des Protoplasmas neue kurze Ketten von Chloroplasten oft in scharfem Bogen einbiegen. Die sonst ziemlich langgestreckt ovale Scheiben bildenden Chloroplasten biegen sich dabei oft selbst ziemlich scharf um. (S. Taf. V Fig. 7.) Die Chlorophyllkörper schieben sich auch unter Umständen übereinander und geben dadurch zur Bildung dunkler Streifen Anlass; dies geschieht besonders an den Enden.

Uebt man nun mit der Spitze einer Präparirnadel, sie flach haltend, seitlich auf einen *Derbesiaschlauch* momentan einen Druck aus, ohne die Zellhaut zu verletzen, so findet ein Einreißen des Protoplasmaschlaches statt, dies ist verbunden mit einer Contraction der benachbarten Protoplasamassen, so dass im optischen Durchschnitt eine tiefe Einbuchtung entsteht. Dann beginnt ein Zuströmen von Protoplasma, anfangs sehr rasch, später langsamer; alles das vollzieht sich

in etwa einer Minute; ein solches nach einer Minute rasch skizzirtes Stadium ist in Fig. 1a Taf. V abgebildet. Am Rande des Loches selbst sind eine Menge Chlorophyllkörper angehäuft, das nach der Wunde hinströmende Protoplasma führt aber nur wenige Chlorophyllkörper mit sich. Nach einiger Zeit verschliesst sich die Wunde, bleibt aber immer noch deutlich erkennbar durch einen dunkelgrünen Klumpen von Chlorophyllkörpern, der noch einige Zeit verbleibt, wie in dem nach drei Minuten gezeichneten Bilde in Fig. 1b Taf. V dargestellt ist. Allmählich stellen sich dann von der Wundstelle abführende Ströme neben den immer noch vorhandenen Zuströmen ein und führen auch Chloroplasten aus dem Klumpen an der Wundstelle fort. Nicht selten werden Chlorophyllkörper auf einem von zwei entgegengesetzten Strömen begrenzten Gebiete in einem Wirbel herumbewegt — siehe das nach einer halben Stunde gezeichnete Bild Fig. 1c Taf. V —, bis sich allmählich auch Strombahnen und Chlorophyllkörper wieder wie im normalen Zustande ordnen, so dass man die Wundstelle nur noch an einer eventuell nachher noch verbliebenen Ausbauchung der Zellwand an der gedrückten Stelle erkennt.

Im Wesentlichen übereinstimmend ist das Verhalten des Protoplasmaschlauches bei einer Trennung, gleichviel ob damit auch eine Trennung der Membran verbunden war oder nicht. Nur, dass in letzterem Falle eine rasche und vollständige Verheilung der Wunde stattfindet, so dass das Protoplasma sich wieder zum einheitlichen Schlauche zusammenschliesst, an dem keine Spur der Trennung mehr zurückbleibt.

Im Einzelnen ist der Verlauf, von dem drei Stadien in Taf. V Fig. 2a—c dargestellt sind, folgender: drückt man mit einer Nadel, sie flach haltend, quer auf einen Schlauch von *Derbesia*, so werden zunächst einzelne Chloroplasten und fasrige Massen ausgestossen, während gleichzeitig eine Contraction der beiden Theile eintritt, so dass die Enden derselben oft um den Durchmesser des Schlauches auseinanderrücken. Es ist dies leicht erklärlich, da durch die Oeffnung des Schlauches der Turgor natürlich vollständig aufgehoben wird. Die Chlorophyllkörper ziehen sich auch hier eine Strecke zurück, mit Ausnahme einer Anzahl, die einen Saum am Wundrande bilden. Als bald aber beginnen sich die Wundränder wieder zusammenzuneigen, es strömt immer neues Plasma zu und endlich kommt ein Verschluss der Theile zu Stande, die an ihrem Scheitel einen dunklen Pfropf von Chlorophyllkörpern tragen. Bemerkenswerth ist, dass sehr bald wieder der osmotische Druck sich geltend macht, die beiden Theile werden dadurch abgerundet und nähern sich einander mehr



und mehr. Sie treffen schliesslich aufeinander, werden gegeneinander gepresst unter Abflachung der beiden Wundpole, bis endlich der Raum zwischen denselben vollständig ausgefüllt wird. Die ausgeworfenen todtten Massen scheinen dabei wieder aufgenommen zu werden, näher verfolgt habe ich das jedoch nicht. Es könnte das zunächst rein mechanisch geschehen, wie bei den Carminkörnchen, zu deren Aufnahme Pfeffer das Plasma von *Vaucheria* zwang.<sup>1)</sup> Der ganze Vorgang vollzieht sich in etwa fünf Minuten. Noch erhält sich mehr oder weniger kurze Zeit eine Protoplasmalamelle, schliesslich durchreisst sie, einen Ringwulst zurücklassend, der bald auch durch lebhaftes Abströmen verschwindet. Nach etwa 20 Minuten begannen sich auch die Chlorophyllkörper, die durch den ganzen Schlauch oder fast durch den ganzen Schlauch in Unordnung gerathen, wieder zu ordnen, ebenso die Ströme, die nun nach erlangter Continuität wieder gleichgerichtet sind, und schliesslich verräth nichts mehr die Verletzung.

Sind auch diese Wundverschlussvorgänge bei vollständig durchschnittenen Schläuchen im Allgemeinen dieselben, wie bei der Trennung des Protoplasten innerhalb des Celluloseschlauches, so sind doch natürlich auch einige Besonderheiten zu beobachten.

So werden nach dem Durchschneiden noch längere Zeit mehr oder weniger grosse Massen des organisirten Protoplasmas ausgestossen.

Wenn wir nach den Ursachen dieser Erscheinung forschen, so liegt der Gedanke nahe, sie darin zu suchen, dass beim vollständigen Durchschneiden das Protoplasma unmittelbar mit dem Seewasser in Berührung kommt, während bei einer Trennung des Protoplasmaschlauches innerhalb der Cellulosemembran es immer nur der Zellsaft sein wird, der mit dem Plasma in Berührung kommt. Denn wenn im letzteren Falle auch der Protoplasmaschlauch geöffnet wird, so erfolgt durch Aufhebung des osmotischen Druckes neben der Contraction des Plasmas auch eine solche des elastisch gespannten Celluloseschlauches; es wird also zunächst kein Wasser eindringen, sondern im Gegentheil ein Theil des Zellsaftes nach aussen filtriren. Zudem vollzieht sich das Wiederezusammenschliessen des Protoplasmas so rasch, dass inzwischen noch kein erheblicher Stoffaustausch durch Diffusion eingetreten sein wird. Es kommt also nicht zur Ausstossung grösserer desorganisirter Massen. Bei den vollständig durchschnittenen Schläuchen kommt es aber dazu. Damit soll nicht etwa behauptet sein, dass das Meerwasser an sich und die Stoffe, die es enthält,

1) S. Pfeffer, Ueber Aufnahme u. Ausgabe ungelöster Körper. Abh. d. kgl. sächs. Ges. d. Wissensch. XVI, 1890, S. 168.

schädlich für das Protoplasma seien. Chlornatrium ist ja bekanntermaassen ein für den Chemismus des Protoplasmas indifferenter Körper, und zudem ist das Meerwasser ja immer in Berührung mit dem Protoplasma, aber es ist zu bedenken, dass der Wechsel der Verhältnisse ein sehr plötzlicher ist. Und das kann nicht oft genug hervorgehoben werden, dass bei allen Mechanismen, seien es Organismen, seien sie menschlicher Construction, nicht allein das absolute Maass der Veränderungen einleitenden Einflüsse in Betracht kommt, sondern dass ein sehr wesentlicher Factor die Dauer ist, innerhalb deren sich die Veränderungen vollziehen. Der Spielraum von aussen einwirkender Kräfte, der dem Protoplasma zu ertragen vergönnt ist, ist ein sehr grosser, vielleicht ein weit grösserer als man zur Zeit ahnt, nur muss man dem Plasma gestatten, von Stufe zu Stufe sich den Veränderungen anzupassen. Nicht chemische Wandlungen sind hier die Gefahr, sondern die heftige Veränderung der Bewegungen zur Erreichung des Gleichgewichts. Da das Wesen des Lebens in dem beständigen aber nie erreichten Streben zum Gleichgewicht besteht, so ist diese Wirkungsweise sehr erklärlich.

Die zerstörten Massen werden, wie dies Hanstein für *Vaucheria* geschildert hat, oft explosionsartig hervorgeschleudert. Dieses Hinausschleudern beginnt sofort nach dem Durchschneiden. Unter den ausgestossenen Massen treten bestimmt geformte Gebilde zweierlei Art besonders hervor, wie man sie übrigens auch durch andere destructive Einflüsse, wie z. B. starke electrische Schläge erhält (s. Taf. V Fig. 3). Die einen sind unregelmässig fasrige Gebilde, sie werden einzeln oder in Gruppen ausgestossen und haben dann häufig unregelmässig sternartige Form. Die anderen sind kugelige Gebilde von deutlich radialfasriger Struktur und ausserdem häufig concentrischer Schichtung. Auf eine Untersuchung der Substanz habe ich mich nicht weiter eingelassen, nur so viel kann ich sagen, dass sich diese Kugeln mit Jod gelb färben. Die erste Eruption ist die bedeutendste, es erfolgen aber auch noch während des Zusammenneigens der Wundränder dann und wann kleinere. Eine weiter ins Einzelne dringende Beobachtung vom Lösen dieser Massen bis zum Ausstossen war mir nicht möglich, dazu vollzieht sich der Vorgang zu rasch. Sie werden aber deutlich aus der Oeffnung hervorgestossen und lösen sich nicht von den Rändern los, von denen sich nur Portionen körniger Destructionsmassen trennen.

Unterdessen schreitet das Zusammenneigen der Wundränder rasch fort unter fortwährendem Hinzuströmen von Protoplasma. Dieses führt auch Chlorophyllkörper mit, die anfänglich zurückgewichen waren,



nun aber den Wundrand als dunkelgrüner Kranz umsäumen, und wenn es zum Verschluss der Wunde gekommen war, einen Klumpen an dem Wundscheitel bilden. Sobald dies eingetreten ist, beginnt auch eine allmähliche Expansion, ein Zeichen, dass der osmotische Druck sich wieder geltend macht. Das geschieht auch hier sehr rasch. Der Klumpen von Chloroplasten erscheint dann oft eingesenkt, weil das umgebende chlorophyllfreie Plasma leichter ausdehnbar ist, wie jener. Nicht selten kommt es dabei zu einem erneuten Zerreißen und dann werden neuerdings Zerstörungsmassen ausgestossen.

War der Verschluss aber ein endgiltiger, so beginnen Rückströmungen, welche auch die Chlorophyllkörper allmählich wegführen, und bald ist eine normale Kugelkappe wieder hergestellt. Die Rückströmungen sind so stark, dass nach einiger Zeit weniger Chlorophyllkörper am Scheitel vorhanden sind, wie weiter rückwärts im Schlauch. Die Expansion schreitet dabei immer weiter fort.

Hatte ich bis jetzt nur die Vorgänge unmittelbar an der Wundstelle geschildert, so ist damit das Bild der durch die Verwundung verursachten Veränderungen noch kein vollständiges, denn es machen sich Wirkungen auch an entfernter liegenden Theilen, ja durch den ganzen Schlauch geltend, wie das bei einem so heftigen Eingriff nicht Wunder nehmen kann.

Vor allem ist die Aufhebung des Turgors von in die Augen fallendem sich über den ganzen Schlauch erstreckenden Einfluss. Er äussert sich darin, dass meist an den Enden der Schläuche sich das Plasma von der Zellwand abhebt und zurückzieht, oft beträchtliche Strecken. Nicht selten kommt es auch, besonders in längeren Schlauchtheilen, zu Einschnürungen und allmählichen Trennungen des Protoplasmaschlauches, die ganz so sich vollziehen wie bei Einwirkung plasmolytischer Lösungen auf langgestreckte Zellen und nach den Gesetzen, die hierfür maassgebend sind.

Auch wenn dann wieder Ausdehnung erfolgt, wird selten das Protoplasma wieder dem ursprünglichen Membranende angedrückt, sondern es wird, wie an deren offenem Ende eine neue Membran an der Grenze der durch die Loslösung frei gewordenen Plasmakappe gebildet. So lange dies nicht der Fall, sind übrigens die Schläuche höchst empfindlich, unbedeutende Erschütterungen können leicht den Protoplasmaschlauch an den nackten Stellen wieder zum Zerreißen bringen.

Das gesammte Plasma wird aber durch den Wundreiz auch noch in anderer Weise in Mitleidenschaft gezogen; das augenfälligste sind Unregelmässigkeiten, Stockungen oder Beschleunigungen in den Be-

wegungen, Zuckungen, Umkehr der Ströme u. s. w., sowie der Chlorophyllkörper, die jetzt nicht mehr wie bei normalen Schläuchen dicht nebeneinander gelagert, oft polygonal ineinandergefügt, eine gleichmässige Vertheilung in der Peripherie der Schläuche besitzen, sondern zu Gruppen und Klumpen sich zusammenballen, so dass schon mit unbewaffnetem Auge die Schläuche ein ganz anderes Aussehen bekommen, nicht mehr gleichmässig hellgrün, sondern dunkelgrün gefleckt erscheinen. Wie weit die Chloroplasten activ oder passiv dabei sind, ist eine Frage für sich, die ausserhalb des Rahmens dieser Untersuchung lag.

Der letzte Act der Verheilung ist die Membranbildung. Sie geht so rasch nicht vor sich oder kommt doch so rasch nicht zum Abschluss, wie die des Protoplasmas, die, wie gesagt, sich bei *Derbesia* in etwa 20 Minuten vollzog, wenn keine Störung dazwischen trat.

So viel ist gewiss, dass vom Abend bis zum nächsten Morgen, also nach etwa 15 Stunden, immer schon eine neue Membran gebildet war, sie zeigt aber noch Verschiedenheiten im Vergleich zur normalen Membran und zu späteren Zuständen der regenerirten, sie ist immer noch sehr dehnbar und am Scheitel in inniger Verbindung mit dem Protoplasma, denn bei Einwirkung von Salzlösungen zieht sich zunächst die ganze Kappe stark zurück, dabei kommt es am Scheitel häufig nicht zu einer Trennung von Plasma und junger Membran, sondern die letztere wird von dem sich contrahirenden Plasma in Falten mit zurückgezogen. Nach einigen Tagen aber sind die durch Regeneration entstandenen Enden nur durch etwaige Reste des freigelegten Membranstückes an der Wundstelle von normalen zu unterscheiden.

Die von Hanstein<sup>1)</sup> an *Vaucheria* beobachtete Thatsache, dass ältere nicht mehr in voller Entwicklung stehende Schläuche häufig Theile in ihrem Innern abgliedern, ist auch bei *Derbesia* häufig genug zu beobachten.

Es kann die Folge mechanischer Verletzungen, besonders Quetschungen, bei denen die Cellulosemembran erhalten blieb, sein, wie sich leicht durch das Experiment ermitteln lässt, doch können auch andere Einwirkungen dazu führen. Unter ungünstigen Allgemeinbedingungen, so wenn das Wasser lange nicht erneuert wurde und verdorben war, treten dergleichen Erscheinungen häufig auf. Es theilt sich dann das Protoplasma innerhalb der Celluloseschläuche in mehr oder weniger lange Stücke, die sich, wenn zu rechter Zeit noch den verderblichen Einflüssen Einhalt geboten wurde, so dass ein Absterben nicht erfolgt, an den freien Stellen mit einer Membran umgeben und schliesslich

1) a. a. O. S. 46 u. 54.



zu neuen Individuen heranwachsen können. Die unmittelbare Voraussetzung ist offenbar nur eine durch das Schwinden des Turgors hervorgebrachte Contraction des Protoplasmas. Ist osmotisches Gleichgewicht erreicht, die Contraction also zum Stillstand gekommen, so umgibt sich der Protoplasmakörper an den Stellen, mit denen er nun unmittelbar mit dem Aussenmedium in Berührung ist, mit einer neuen Membran. Es können natürlich wiederholt solche Einflüsse wirken und der Verwirklichung eines solchen Falles ist offenbar die Bildung zuzuschreiben, welche Taf. V Fig. 6 abgebildet ist. Es hat sich durch das schrittweise Zurückweichen des Protoplasmas Cellulosemembran auf Cellulosemembran gebildet, so dass wir schliesslich eine dicke geschichtete Cellulosekappe vor uns haben, die an einer Stelle noch eine kleine von der Hauptmasse abgesonderte Protoplasmaportion einschliesst.<sup>1)</sup> Selbst sehr kleine Theile, die durch Abtrennung aus irgend welchen Ursachen entstanden, findet man innerhalb der Schläuche erhalten und in allen möglichen oft ganz unregelmässigen Gestalten, die anfangs unter den Bemühungen zur Regeneration angenommen werden. (S. Tafel V Fig. 5.)

Ein solcher Zerfall des plasmatischen Inhaltes in mehrere Theile ist demgemäss auch leicht erreichbar durch Einwirkung plasmolytisch wirkender Mittel, da bei der Contraction des Protoplasmas in längeren schlauchförmigen Zellen hier wie in echten Zellen eine Trennung in mehrere Stücke die Regel ist.

Beiläufig sei erwähnt, dass dieser Vorgang in Augenblicken der Gefahr für das Leben der Pflanzen biologisch einen nicht zu unterschätzenden Werth hat. Denn er hat die Wirkung einer Vermehrung der Anzahl von Ausgangspunkten für eine neue Individuenbildung, von denen ein Theil zu Grunde gehen kann, ohne dass so leicht ein Aussterben erfolgt. Die gefahrdrohenden Einflüsse schaffen also auch selbst wieder Umstände, die dem vollständigen Zugrundegehen vorbeugen.

Aber die Verletzungen, die Theilungen ohne Verlust des Regenerationsvermögens können noch viel weiter gehen. Aus kleinen Portionen, die vielleicht zufällig bei Verwundungen herausgepresst wurden, können bei *Derbesia* wie bei *Vaucheria* neue Pflänzchen entstehen.

Um absichtlich grössere Mengen solcher kleinen Portionen zu erhalten, quetschte ich einfach das Plasma aus einem geöffneten Schlauch aus. Dabei erhält man Portionen sehr verschiedener Grösse und von verschiedener anfangs unregelmässiger Form. Die Zahl der

---

1) Es ist eine analoge Bildung, wie sie von Klebs bei *Vaucheria* beobachtet wurde. Beitr. z. Phys. d. Pflanzenzelle. Tüb. Unters. II. Taf. VI. 1.

Chloroplasten, welche dabei den einzelnen Ballen zufallen, ist sehr verschieden, viele werden auch ganz isolirt, sie verquellen und gehen schliesslich zu Grunde. Auch kleine Portionen mit nur einem Chlorophyllkörper sind zu finden, bei denen entweder die Masse des farblosen Protoplasmas überwiegen oder auch sehr zurücktreten und nur als zarte Hülle desselben erscheinen kann. Kurz es kann das Verhältniss der Masse des Chlorophylls zur Masse des farblosen Protoplasmas sehr mannigfaltig sein.

Einige Worte über die Handhabung. Es stellte sich bald heraus, dass die Beobachtung von Objectträgerpräparaten, in der feuchten Kammer aufbewahrt, ungünstig sei, wenn es sich um längere Beobachtungsdauer handelte. Die Objecte gehen zu leicht durch Erschütterungen, die von der festen Unterlage sich denselben mit voller Stärke mittheilen, in den ersten Stadien des Verheilungsprocesses zu Grunde, auch stellen sich Bakterien ein, die in den kleinen Wassermengen verhältnissmässig rasch zunehmen, deren Ueberhandnehmen man zwar durch öfteres Ablaufenlassen des alten und Hinzutropfen neuen Wassers wohl verhindern kann, aber es ist damit natürlich wiederum eine Gefahr der Störung des Heilungsprocesses verbunden, abgesehen von der Unbequemlichkeit. Ich senkte deshalb die Objectträger mit den darauf liegenden Objecten nach der Beobachtung in flache KrySTALLISIRSCHALEN mit einer grösseren Menge Seewassers und liess sie an einem ruhigen Orte in der Zwischenzeit bis zur nächsten Beobachtung liegen. Oder es wurden die Derbesiaschläuche in Tuschnäpfchen ausgedrückt, in die eine hinreichende Menge Wasser gebracht wurde, welches nach vorsichtigem Absaugen durch frisches ersetzt werden konnte.

Sehr bald nach dem Ausquetschen des Plasmas beginnt die Abrundung der Massen zu Kugeln; bei solchen, die nur aus einem von einer Plasmahülle umgebenen Chloroplasten bestehen, rundet sich auch dieser ab. Solche Kugeln, die wenig Chlorophyllkörper enthalten, zeigen sehr deutlich die Bildung von Vacuolen, an Zahl und Grösse sehr verschieden; oft ist nur eine grosse vorhanden, oft so viel, dass ein Schaumgerüst zu Stande kommt. Die kleineren Portionen gehen nun bald zu Grunde. Nach 24 Stunden war von denselben nur ein kleiner Theil noch am Leben. Besonders in Objectträgerpräparaten, in denen die zerstörten Plasmamassen den sich einstellenden Bakterien reichlich Nahrung bieten, starben die gesunden auch bald, um dann ebenfalls den Bakterien anheimzufallen.

Die, welche am Leben geblieben waren, hatten sich am Tage nach der Operation mit einer Membran umgeben, so dass ich plasmo-



lytische Abhebung von der Wand beobachten konnte, wenn ich Salzlösungen höherer Concentration einwirken liess. Die meisten lebenskräftigen Pflänzchen haben aber ihre Form geändert, sie sind nicht mehr kugelig, sondern haben sich in einer Richtung gestreckt, haben elliptische oder eiförmige Umrisse erhalten. Es ist dies der Beginn des Auswachsens zu neuen Schläuchen. Dabei ist bereits eine Verschiedenheit der Pole erkennbar, an dem einen, dem mit grösserem Radius, liegt die grössere Masse der Chlorophyllkörper, an dem mit kleinerem Radius, dem spitzeren Pole, sind weniger, oder er ist ganz frei von Chloroplasten.

Es sind dies offenbar die Anfänge polarer Ausbildung, wir haben ein Rhizoidende und ein für die Assimilation sich specifisch entwickelndes Ende vor uns. Danach ist man wohl zu der Folgerung berechtigt, dass kein Object so günstig ist, wie diese sich selbständig ernährenden anfänglich kugeligen, nach keiner Richtung in irgend welcher Weise bevorzugten Massen, um an denselben die Ursachen der polaren Ausbildung zu studiren; denn dass diese Polarität in inneren Ursachen allein nicht zu suchen sei, sondern ein Produkt aus äusseren und inneren ist, das ist heute für jeden, der des Näheren die Forschungen über die Factoren, welche Form und Richtung bestimmen, verfolgt, wohl gewiss. In den ausgestreiften, abgerundeten Siphonaceenmassen haben wir eben unpolare kuglige Gesellschaften von Energiden vor uns und es wird nun darauf ankommen, ob es Mittel gibt, diese beim Fortwachsen in der Kugelform zu erhalten und ob es Mittel gibt, willkürlich die Punkte der Kugel zu bestimmen, deren einer zu dem Pol wird, der hauptsächlich als Haft- und Saugorgan wirkt — zum Wurzelpol —, deren anderer zum Sprosspol wird, der die chlorophyllführenden als Hauptfunction im Dienste der Assimilation thätigen Glieder entwickelt.

Elle wir indess auf die Erörterung allgemeinerer Gesichtspunkte eingehen, will ich erst die Regenerationserscheinungen bei *Valonia* näher schildern, die, im Ganzen übereinstimmend mit denen von *Vaucheria* und *Derbesia*, doch des Besonderen und Wichtigen genug bieten, insofern nämlich, als hier die Wirkung gewisser in engen Räumen wirksamer Attractionskräfte, der Capillärkräfte, in Wegfall kommt und also keiner Berücksichtigung mehr bedarf.

Die Valonienexemplare, welche mir vorlagen, waren zum Theil grössere, bis über 1 cm dicke, meist birnförmige Blasen, zum Theil mehr keulige, schlauchartige, chlorophyllarme Basaltheile besitzende, in Rasen gesellig gewachsene Pflanzen.

Sticht man eine *Valonia* an, so wird ein Theil des Saftes mit grosser Gewalt ausgespritzt und der Turgor, der ursprünglich ausserordentlich prall gespannten Blase schwindet. Wenn aber keine weitere Verletzung damit verbunden ist, so verheilen derartige Verwundungen sehr rasch wieder. Das Plasma erleidet dabei keine tiefer gehenden Veränderungen, es hebt sich aber bis zum Verschluss der Wunde und zur Wiederherstellung des osmotischen Druckes in muldenförmigen Vertiefungen von der Wand ab. Man erhält dann mit mässiger Vergrösserung betrachtet Bilder, wie das auf Tafel VI Fig. 3. Sonst ist dabei nichts Bemerkenswerthes zu beobachten. Nach 24 Stunden kann die Verheilung eine so vollständige sein, dass ein mässiger Druck kein Wiederaufreissen der Wunde zur Folge hat.

Schneidet man aber die Blasen quer durch oder schneidet man Kappen von den Blasen los, so vollziehen sich Vorgänge, die ich unter Bezugnahme auf die Bilder der Tafel VI schildern werde.

Vorausschicken will ich noch, wie dabei experimentell verfahren wurde. Der Schnitt wurde mit einer scharfen Scheere vollzogen, die Objecte lagen dabei in einem Uhrsälchen, von Seewasser vollständig bedeckt. Meist wurden Exemplare mittlerer Grösse gewählt. Sie sind günstiger wie ganz grosse, weil diese leicht bei zufälligen Stössen, gegen welche die *Valonien* während der Heilung noch viel empfindlicher sind wie *Derbesia*, zu Grunde gehen.

Die Stücke, welche abgeschnitten wurden, waren aber immerhin sehr verschieden, absolut und im Verhältniss zur Pflanze. Es wurden Exemplare in zwei Hälften zerschnitten und kleinere Theile abgeschnitten, so kleine, dass die nur wenige Quadratmillimeter grossen Stücke nur sehr wenig gewölbt waren und bei oberflächlicher Betrachtung fast eben erschienen. Die Uhrsälchen wurden, vor Erschütterungen thunlichst geschützt, in feuchte Kammern gestellt. Das Wasser wurde täglich gewechselt, wobei immer mit grosser Vorsicht zu verfahren nöthig war.

Der Gang der Verheilung ist im Wesentlichen derselbe, nur ist die Dauer verschieden und die Gefahren für das Gelingen sind mehr oder weniger gross. Er ist folgender: Unmittelbar nachdem der Schnitt ausgeführt wurde, zieht sich das Protoplasma von den Wundrändern ein Stück zurück und hebt sich in der vorhin beschriebenen Weise in Mulden von der Cellulosewand ab. Wenige Minuten darauf beginnen sich dann die Wundränder des Protoplasmas von der Wand abzuheben, so dass ein frei in das umgebende Medium hineinragender nach aussen mehr oder weniger gewölbter Ring von Protoplasma



entsteht, die Mündung dieses Ringes ist von zusammengeballten Chlorophyllkörpern dunkelgrün umsäumt. Diese Mündung wird immer enger, der Ring immer breiter. Ströme von Protoplasma, die Chloroplasten mitführen — es bleibe dahingestellt, inwiefern diese bei der Bewegung activ oder passiv sind —, laufen strahlig nach der Mündung zu (Tafel VI Fig. 4, 5, 6).

Die Strömung ist ziemlich rasch, sie ist eine fieberhafte, während im normalen Zustande keine ohne Messungen festzustellende Strömungsbewegungen zu beobachten sind; die unmittelbar dem dunkelgrünen chlorophyllreichen Wundrande benachbarte Zone ist verhältnissmässig chlorophyllarm. Nach etwa einer Stunde ist in der Regel die Mündung verschwunden, der Verschluss ist erreicht.

Ich habe bereits angedeutet, dass die den Wundverschluss bildende Protoplasmalamelle gewölbt ist. Diese Wölbung ist nun sehr verschieden, sie kann sehr flach sein, sie kann aber auch eine sehr stark gebogene Leitkurve haben. Es hängt dies ab einerseits von der Ausdehnung der Wundfläche, andererseits aber von der Wölbung, die das sich regenerirende Stück selbst besass; die Wölbung ist um so steiler, je flacher dieses war, um so flacher, je mehr dieses gewölbt war, so dass unter allen Umständen das Streben nach Bildung einer Blase sich geltend macht. Es müssen also sehr mächtige Kräfte im Spiele sein, die Adhäsion und Schwerkraft, die beide diesen Bewegungen des Protoplasmas entgegen wirken müssen, zu überwinden vermögen.

Ist es zum Verschluss gekommen, dann macht sich sofort auch die Produktion osmotisch wirkender Stoffe geltend, das plasmatische Wundverschlussgewölbe nimmt unter allen Umständen die Gestalt einer Kugelkappe an, anfangs am Verschlusspol noch mit kleinen Unregelmässigkeiten, veranlasst durch die Chlorophyllballen, die erst allmählich abgeführt werden, ganz entsprechend dem, wie es bei *Derbesia* geschildert wurde.

In diesem Stadium der Heilung ist die Empfindlichkeit der neu hergestellten Blasen gegen Erschütterungen und Stösse sehr gross. Erst wenn auch die Membran wieder ausgeschieden und zu einiger Mächtigkeit gelangt ist, nach 1—2 Tagen, kann der Regenerationsvorgang als vollendet und gelungen gelten.

Die Wirkung, welche Erschütterungen haben, ist ein sofortiges Zusammensinken der Blase zu einer unförmigen dunkelgrünen Masse. Wohl macht auch diese noch Versuche, wieder neue Blasen zu bilden, es sondern sich einzelne Portionen ab und schwellen theilweise blasig auf, indessen scheint dies mehr Folge von Vacuolenbildung zu sein.

Nach einigen Tagen waren diese Massen immer zu Grunde gegangen. Wie gross die abgeschnittenen Stücke sind, d. h. wie das Verhältniss der Theile ist, in welche man die Blasen zerlegt, ist für das Zustandekommen der Regeneration hier bei *Valonia* wie bei *Vaucheria* und *Derbesia* von untergeordneter Bedeutung. Lebensbedingung ist aber die flache Ausbreitung der vorhandenen Protoplasma-masse, ob sie nun, wie in den kleineren Portionen, durch Vacuolenbildung im Innern oder durch Umwölben erreicht wird.

Nicht selten findet man auch unter den gesammelten und kultivirten Valonien Exemplare, die ihre Individualität verloren haben, dadurch, dass das Protoplasma in mehrere kleinere Blasen zerfiel, die den Raum der Mutterpflanze nicht mehr ausfüllen, sondern, von demselben nur einen Theil einnehmend, darin herumschwimmen. Jedenfalls haben wir auch darin Regenerationserscheinungen zu erblicken, die darauf beruhen, dass durch Herabsinken des Turgors eine Theilung des Protoplasmas erfolgte.

Meine Bemühungen, durch künstlich eingeleitete Plasmolyse dasselbe zu erreichen, sind mir indess nicht gelungen; ich konnte selbst mit 10 % Salpeterlösung kein Abheben des Protoplasmas von der Wand erreichen. Warum, ist mir nicht klar, die beschränkte Zeit erlaubte mir nicht, näher darauf einzugehen. Die Objecte waren aber Tage lang in der Salpeterlösung gesund und lebensfähig geblieben.

Solche Theilungen scheinen übrigens in Beziehung zu stehen zu den Verzweigungen, welche mitunter zu beobachten sind. Doch macht das Folgende nur darauf Anspruch, ein Erklärungsversuch zu sein, den ich gebe, weil, so viel ich weiss, keine unmittelbaren Beobachtungen darüber bekannt sind. Ein solch verzweigtes Exemplar ist in Fig. 2 Taf. VI abgebildet, daneben ein von dem Gebilde abgelöstes Aestchen, dessen Anheftungsstelle an jenem auf den Beschauer zugekehrt ist. Von diesen Verzweigungen besitzt jede ihre eigene Membran, die an der Berührungsstelle abgeplattet ist. Sie werden dadurch zusammengehalten, dass sie von einer gemeinsamen Membran umgeben sind, die sich unschwer abschälen lässt. Es stecken also mehrere Blasen in einer gemeinsamen Umhüllung und es liegt mithin dasselbe Verhältniss, wie in den vorhin besprochenen Fällen vor, nur dass die umschlossenen Blasen mit ihren Membranen der Hülle des gemeinsamen Mutterindividuums fest anliegen. Es liegt deshalb der Gedanke nahe, dass die Zweige aus solchen Theilen entstehen oder doch entstehen können. Freilich, es müsste damit auch ein nachträgliches Flächenwachsthum der ursprünglichen Membran wieder eintreten,



wenn die aus dem Innern hervordrängenden Tochterindividuen so weit herangewachsen sind, dass sie derselben prall anliegen. Doch liegt der Annahme dieser Möglichkeit nichts im Wege, da auch die älteren äusseren Schichten der Einzelblasen — die Membranen der Valonien sind stets geschichtet — im Grunde genommen zum Ganzen in demselben Verhältnisse stehen. Es ist nur der Unterschied, dass in dem einen Falle der Verkehr des Protoplasmas mit der äusseren Celluloseschicht eine Zeit lang aufgehoben gewesen sein würde, während er im andern Falle immer bestehen blieb. Da aber in plasmolysirten Zellen nach der Aufhebung der Plasmolyse der von der Wand zeitweise zurückgezogene Protoplast das weitere Flächenwachsthum bewirkt, so ist denkbar und wahrscheinlich, dass er auch in unserem Falle das gleiche vermag.

---

Hanstein hat einen Versuch, in die causalmechanische Erkenntniss des Vorganges einzudringen, an seine Beobachtungen bei *Vaucheria* nicht geknüpft. Der Wundverschluss könne nicht Wunder nehmen<sup>1)</sup>, sagt er, bei der „Gestaltsamkeit“ des Primordialschlauchs „und der Herrschaft desselben über die Constellation aller seiner Micellen und Molekeln“. Damit ist offenbar die Vorstellung verbunden, dass lediglich innere Ursachen im Spiele sind. Es entspricht dies auch den sonst von Hanstein entwickelten Vorstellungen.

Machen wir also die Probe, inwiefern die vorliegenden Beobachtungen im Verein mit den allgemeinen Forschungen über die Lebensleistungen des Protoplasmas uns Anhaltspunkte gewähren, tiefer in die Erkenntniss des Vorganges einzudringen.

Es ist ein Bewegungsvorgang, mit dem wir es zu thun haben, eine Reizbewegung, ausgelöst durch die Verwundung. Er steht also in Bezug zu der allgemeinen Frage der Protoplasmaabewegungen, über deren Ursachen die mannigfachsten oft widersprechenden Anschauungen geäussert worden sind, auf die wir kurz zurückgreifen müssen. Beruhten die älteren Erklärungsversuche von Hofmeister und Sachs im Wesentlichen auf der Annahme localer Aenderungen des Imbibitionsvermögens, stützen sich also in letzter Linie auf die Micellartheorie Nägelis, so sind neuerdings Vorstellungen erörtert worden, die nicht mehr eine besondere Struktur voraussetzen und mit der Anwendung der Micellartheorie auf das Protoplasma brechen. Sie sind bis in alle Einzelheiten durchgeführt von Berthold in

---

1) a. a. O. S. 50.

seiner „Protoplasmanechnik“ und stehen, als zur gründlichst durchdachten und neuerdings erst näher erforschte physikalische Forschungsergebnisse berücksichtigenden Kette von Schlussfolgerungen vereinigt, naturgemäss im Vordergrund des Interesses.<sup>1)</sup>

Ganz eigenartig, aber zum Theil verwandt, sind auch die Erörterungen Bütschli's,<sup>2)</sup> deren Consequenzen freilich auf noch sehr wenig fassbare Vorstellungen führen.

Beide Forscher sind vergleichend vorgegangen, indem sie untersuchten, inwiefern die Protoplasmaabewegungen mit vollkommen durchsichtigen physikalischen Vorgängen übereinstimmten. Sie kommen zu der Ueberzeugung, dass eine solche Uebereinstimmung bestehe. Während es aber Bütschli hauptsächlich darauf ankam, darzuthun, dass diese Uebereinstimmung bei der von ihm beobachteten, für allgemein und für eine Erscheinung von höchster Wichtigkeit erachteten Schaumstruktur möglich sei, hat Berthold die bestimmtesten Rückschlüsse auf den Charakter des Protoplasmas gezogen, das nach ihm „in seiner Gesamtheit als Emulsion aufzufassen ist.“<sup>3)</sup> Die Bewegungen des Protoplasmas sind demnach Emulsionsbewegungen.

Der Schwerpunkt der Frage liegt zunächst offenbar darin, zu ermitteln, ob äussere oder ob innere Kräfte die Triebfedern der Bewegung sind. Sind es äussere, ausschliesslich äussere, dann muss auch jetzt schon eine volle Erklärung möglich sein; sind es innere, auf welche die natürlich nie unwirksamen äusseren Kräfte auch als Componenten einwirken müssen, so wird erst ein weiterer Einblick in das Leben des Protoplasmas, das in vieler Beziehung noch so geheimnissvoll für uns ist, die Erkenntniss bringen können.

Wenn ich hier innere und äussere Kräfte einander gegenüberstelle, so möchte ich dies nicht thun ohne dabei zu erklären, dass damit nur räumliche Gegensätze auseinander gehalten werden sollen, nicht etwa qualitative; es geschieht also immer mit dem Bewusstsein, dass im Innern wie aussen dieselben Kräfte wirken, die alles was geschieht beherrschen. Die Unterscheidung läuft also im Grunde darauf hinaus, ob das Protoplasma als eine Masse aufzufassen ist, in welcher chemisches Gleichgewicht herrscht, oder, da wir auf das bestimmteste wissen, dass dies nicht der Fall, doch nur Umsetzungen

---

1) Hauptfleck ist der Vorwurf nicht zu ersparen, dass er dieselben in seinen „Unters. üb. d. Strömung des Protoplasmas“, Prghsh. Jb. XXIV, 1892, nicht gebührend berücksichtigt hat.

2) Ueber mikroskopische Schäume und das Protoplasma.

3) a. a. O. S. 64.



vor sich gehen, die keine Massenbewegungen zur Folge haben, oder ob jene Stoffwechselvorgänge im Protoplasma auch zu sichtbaren Massenbewegungen führen.

Das Protoplasma ist ja, so lange es lebendig ist, kein bestimmter Stoff, noch eine Stoffmischung von definirbarer Zusammensetzung, ebensowenig wie das bei einer gährenden Flüssigkeit der Fall ist; es ist eine in Bewegung befindliche Masse, in welcher durch Störung des Gleichgewichts Bewegungserscheinungen, Umsetzungen entfesselt werden, bei denen es zur Produktion neuer Stoffe kommt, mit der natürlich auch Kraftäusserungen, Veränderungen im energetischen Gleichgewicht verknüpft sind und sein müssen.

Ein Vergleich mit einer in Gährung befindlichen Masse gibt uns, glaube ich, die anschaulichste Vorstellung von den im Protoplasma verwirklichten Verhältnissen. Hier wie da Consumption und Produktion von Stoffen bei geregelter stetiger Zu- und Abfuhr. Hier wie da hemmt oder unterbricht eine mangelhafte oder übermässige Zufuhr von Rohstoffen den Betrieb, hier wie da setzt eine Anhäufung der Betriebsprodukte demselben Schranken, wie von Pfeffer<sup>1)</sup> wiederholt betont worden ist, beides ohne die Betriebsfähigkeit zu vernichten, vorausgesetzt, dass die Störung nicht zu lange dauert. Mit diesen Anschauungen von dem Wesen des Protoplasmas ist allerdings eine rein physikalische Erklärung der Bewegungserscheinungen von vornherein ausgeschlossen.

Wenn wir nun die Bewegungserscheinungen unsrer Objecte von diesem Gesichtspunkte aus näher ins Auge fassen, so finden wir darin eine über allen Zweifel erhabene thatsächliche Bestätigung von der Wirksamkeit mächtiger innerer Kräfte beim Zustandekommen dieser zum Wundabschluss führenden Protoplasmaabewegungen.

Legen wir uns das des Näheren zurecht. Wir haben es mit einer zähflüssigen Masse zu thun, ausgebreitet auf einer festen Unterlage. Wäre es eine Masse, in welcher die chemischen Umsetzungen keine Massenbewegungen verursachten, so würde die Gestalt dieser Masse von keinen anderen Kräften bedingt, als den Massenattractionskräften, der Schwerkraft, Cohäsion, Adhäsion.

Die Adhäsion würde bei einer solchen durchschnittenen Valonienblase conservativ auf die vorhandene Gestaltung des Protoplasmas, auf das flache Anliegen desselben an der Cellulosemembran wirken,

---

1) z. B. Beiträge z. Kenntn. d. Oxydationsvorg. Abth. d. kgl. sächs. Ges. d. Wissensch. Bd. XV, 1889, S. 463.

welche Form auch dieselbe hat. Die Cohäsion würde zu einer Kugel als Gleichgewichtsfigur hindrängen, also das Protoplasma zum Abheben von der Wand und kugeliger Abrundung streben lassen. Die Schwerkraft endlich würde die alleinige Wirkung der Adhäsion in der Weise zu beeinflussen suchen, dass eine Ansammlung in dem der Erde zugewandten Theile des Blasenstückes zu Stande käme, die alleinige Wirkung der Cohäsion würde insofern beeinflusst werden, als bei einer festen Unterlage eine Abplattung der zur Kugelgestalt strebenden Masse eintreten würde.

Wenn nun die genannten Massenkräfte alle drei im Verein auf das Plasma einer verletzten Siphonacee, z. B. einer durchschnittenen Valonienblase, wirken, zu welcher Gleichgewichtsfigur wird das Plasma derselben streben und welche dem entsprechenden Bewegungen wird es ausführen? Dabei wollen wir ein abgeschnittenes Valonienstück im Auge behalten, welches eine flach gewölbte, nach oben offene Kappe bildet. Es würde das Plasma, wie andere Körper derselben Consistenz, an den geneigten Wänden herabfließen, an der tiefsten Stelle sich ansammeln und dort die Form eines unten der Unterlage anliegenden, also dessen Form besitzenden, oben abgeplatteten Tropfens annehmen.

Die Beobachtungen haben uns ein ganz anderes Verhalten des Protoplasmas in der Wirklichkeit gelehrt und es steht fest, dass der Bewegungsmechanismus ein ganz anderer sein muss, dass das Protoplasma Kräfte entbinden muss, die dasselbe unter Ueberwindung jener theilweise entgegenwirkenden Kräfte zu den beschriebenen der Bildung einer Blase zustrebenden Bewegungen veranlassen und die uns als spontane erscheinen. Das Centrum, nach dem sich das Protoplasma hinbewegt, ist nicht das, nach dem auch das todt hinstreben würde — vorausgesetzt dass keine Coagulation stattfände —, sondern es ist eins, nach dem nur das lebendige Plasma zufließt. Von der Arbeit des Protoplasmas geht der Impuls zur Bewegung aus, das ist zweifellos.

Welcher Art ist nun diese Bewegung. Ist es eine Zugbewegung durch Attraction verursacht, ist eine Propulsion, eine Druckbewegung mit einer vis a tergo als Triebkraft? Können wir das entscheiden?

Sind es Zugkräfte, dann können dieselben nur an der Grenze von Protoplasma und umgebendem Medium entwickelt werden. Wir hätten dann eine Ausbreitungserscheinung vor uns, deren Uebereinstimmung mit den Protoplasmaabewegungen Berthold in so geistvoller Weise erörtert hat.<sup>1)</sup>

---

1) Protoplasmechnik 3. Cap. S. 85 ff.



Voraussetzung für diese sind locale Veränderungen der Oberflächenspannung, die wiederum durch locale Veränderungen im umgebenden Medium oder auch in der bewegten eingeschlossenen Masse bedingt sein können.

Nun treten beim Durchschneiden der Organismen allerdings wesentliche locale Veränderungen im umgebenden Medium ein und zwar nach zweierlei Hinsicht. Erstlich an der Schnittfläche des Protoplasmas selbst, die nun an Seewasser grenzt, zweitens an der Innenseite der Protoplasmaschicht in ihrer ganzen Ausdehnung, weil Zellsaft und Seewasser gegen einander diffundirend sich mischen.

Betreffs dieses Diffusionsstromes können wir zwar schliessen, dass er, so lange die Blase noch nicht wieder geschlossen ist, wahrscheinlich erhalten bleibt, deshalb, weil uns die ausserordentlich rasche Wiederherstellung des osmotischen Druckes zu dem Schlusse berechtigt, dass auch während der Zeit der offenen Verbindung mit dem Meerwasser die Produktion osmotischwirksamer Substanzen, vielleicht sogar in erhöhtem Maasse, fortbesteht. Ueber die Wirkungsweise dieser Veränderung im umgebenden Medium auf etwaige Erregung von Bewegungen fehlt uns jeder Anhaltspunkt. Denn aus den Untersuchungen A. Meyer's<sup>1)</sup> über den Inhalt des Safttraumes der Valonien können wir hierfür nichts folgern, zumal der Umstand noch der Aufklärung bedarf, dass nach der quantitativen Bestimmung der Zellsaft nur etwa zwei Drittel des Salpeterwerthes des Meerwassers betragen würde, was natürlich mechanisch unmöglich ist.

Soll eine Veränderung der Oberflächenspannung eine Protoplasma-bewegung, wie sie beobachtet wurde, hervorbringen, also ein Zuströmen nach der Wundgrenze, so müsste die Oberflächenspannung an dieser Grenze, so lange die Bewegung dauert, eine geringere sein wie die der Umgebung.

In einer localen Differenz des umgebenden Mediums, welches bald als ziemlich gleichartige Mischung von Seewasser und Blasensaft das Protoplasma in seiner ganzen Ausdehnung umgeben wird, kann die Ursache der Bewegung also nicht gesucht werden. Man ist somit zu der Annahme gezwungen, dass das Plasma selbst gerade an diesem Wundrande sich eine Zone veränderter Oberflächenspannung schafft.

Die Möglichkeit, dass dies so sei, ist nicht von der Hand zu weisen, aber für die Wahrscheinlichkeit wüsste ich keinen Grund anzuführen.

---

1) Ber. d. d. bot. Gesellsch. 1891 S. 79.

Ausserdem bleibt noch ein gewichtiges Bedenken — das Kraftmaass. Genügen die unter den obwaltenden Verhältnissen entwickelbaren Kräfte, um eine solche Bewegung hervorzubringen? Es ist wohl zu berücksichtigen, dass die Consistenz immerhin eine vom umgebenden Medium erheblich verschiedene ist und dass ausserdem noch das Contractionsbestreben zur sphärischen Masse wie die allerdings bei dem geringen Unterschied des specifischen Gewichts der in Betracht kommenden Substanzen keine grossen Widerstände leistende Schwerkraft zu überwinden sind.

Ferner ist zu berücksichtigen, dass die Bewegung der Masse nicht auf einer Unterlage erfolgt, in welcher Beziehung sie den Bewegungen der Pseudopodien an die Seite zu stellen ist,<sup>1)</sup> für die auch Berthold die Möglichkeit der Mitwirkung einer vis a tergo nicht in Abrede stellt. Es bleibt also einerseits noch dieses Abheben von der Zellwand und anderseits noch die weitere Richtung der Bewegung, die Form der bewegten Masse zu erklären. Dass ein freies Erheben des dem Wundrande zuströmenden Plasmas in die Flüssigkeit hinweg von der festen Cellulosehaut erfolgt, dafür könnte der Reibungswiderstand wenigstens mit ein Factor sein. Aber dass nun gerade selbst unter Faltenbildung in der sich vorschiebenden Fläche eine Ueberwölbung zu Stande kommt, dafür haben wir bisher nicht den Schatten einer mechanischen Erklärung.

Es ist ja immer sehr bequem, das Streben zur weiteren mechanischen Erklärung zu umgehen, dadurch, dass man die Erscheinungen ins Mystische zieht, der vielfach noch dunklen und geheimnissvollen Thätigkeit des Protoplasmas zuschreibt, und erinnert an eine Zeit, in der man, mehr geneigt zu schwärmen und zu speculiren, als zu arbeiten, zu experimentiren, einer räthselhaften Dynamification — wenn ich so sagen darf —, der Lebenskraft alles in die Schuhe schob, was man nicht mühelos erklären konnte.

Aber man ist in vielen Fällen auch noch, und gerade bei reiflicher Ueberlegung, dazu gezwungen, in noch unerforschter Thätigkeit des Protoplasmas die Ursache von Vorgängen zu suchen, wie dies z. B. von Schwendener für die Wasserleitung in der Pflanze so schlagend auseinandergesetzt worden ist.<sup>2)</sup> Wie ist's hier?

Müssen wir uns auch heute noch zu dem Ausspruche Hofmeisters<sup>3)</sup> bekennen: „Jeder Versuch, eine Vorstellung über die

1) Berthold, a. a. O. S. 103 f.

2) Zur Kritik der neuesten Untersuchungen über Saftsteigen.

3) Lehre v. d. Pflanzenzelle S. 59 f.



Mechanik der Bewegungserscheinungen des Protoplasma zu gewinnen, setzt nothwendig die Annahme einer Organisation des Protoplasma voraus: eines eigenartigen Baues derselben, welcher von dem Aggregationszustande breiartiger oder flüssiger anorganischer Körper wesentlich abweicht. Sei diese Annahme ausdrücklich ausgesprochen oder stillschweigend vorbehalten — sie ist unerlässlich.“ Ein Ausspruch, zu dem sich mit mehr oder weniger Bewusstsein, in bald mehr naiver, bald durch Reflexion gewonnener Ueberzeugung die meisten Botaniker bekannt haben.

Oder sind die Thatsachen so zwingend, dass wir mit Berthold vom Emulsionscharakter des Protoplasmas überzeugt sein dürfen?

Wägen wir die gewonnenen Erfahrungen gegen einander ab, so ist offenbar die Annahme eines eigenartigen Baues des Protoplasmas keine zwingende mehr, weil wir wissen, dass Bewegungen ähnlicher Art auch von anderen Stoffgemischen ausgeführt werden, von denen wir wissen, dass sie keinen solchen besonderen Bau besitzen. Aber die Existenz eines solchen Baues ist damit noch nicht widerlegt, ebensowenig wie der Emulsionscharakter damit bewiesen ist.

Ein sehr wichtiger Punkt, in welchem diese Anschauung noch die Probe zu bestehen hat, ist der: ob wir unter ihrer Voraussetzung bei der Erklärung nicht mit den Thatsachen in Widerspruch gerathen, welche über die Grösse der Kräfte, die unter den in Frage kommenden Verhältnissen entwickelt werden, zu gewinnen eine Aufgabe der Zukunft ist. Es ist nicht erwiesen, dass diese so gross sind, wie sie bei der Intensität der Bewegung sein müssen. Wer nüchtern erwägt, für den ist dies eine ungelöste Frage, bis darüber Untersuchungen vorliegen.<sup>1)</sup>

Ferner ist noch Folgendes zu überlegen. Bewegungen können Resultanten aus sehr vielen verschiedenen Componenten sein und das ist für viele Protoplasmaabewegungen sogar das Wahrscheinlichste.

Es kann also so liegen: Bewegungen durch locale Veränderungen der Oberflächenspannung können im Spiele sein, müssen im Spiele sein, wenn hinreichend grosse lokale Veränderungen der Oberflächenspannung eintreten, wie sie im Plasma ganz wahrscheinlich sind; sie können in vielen Fällen allein die Ursache von Bewegungen, in anderen nur Componenten sein, und neben diesen können auch noch andere bewegende Kräfte thätig sein, die mächtiger oder weniger

1) Vgl. Pfeffer, Z. Kenntn. d. Plasmahaut u. d. Vakuolen. Abh. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. XVI, 1890, S. 277 u. Studien z. Energetik d. Pfl. Ebenda Bd. XVIII, S. 257.

mächtig, ebenfalls Componenten repräsentiren. Je nachdem das eine oder das andere der Fall, wird die Richtung jener Ausbreitungsbewegungen oder der der anderen Kräfte hervor- oder zurücktreten.

Wie die Hervorstülpung stumpfer Massen, für die auch Berthold die Wirkung einer vis a tergo zugibt, so sind auch andere Bewegungen nicht als Emulsionsbewegungen erklärbar. Ein schlagendes Beispiel haben wir dafür in den Bewegungen, welche das Plasma der Siphonaceen bei Regenerationserscheinungen nach Verletzungen ausführt.

Das Plasma ist in seinen Bewegungsmitteln also nicht nur auf solche passiver Art beschränkt, es kann auch unmittelbar in seinem Innern vorhandene Spannkkräfte in lebendige Kraft umsetzen, wenn ein entsprechender Anstoss, ein Reiz, der natürlich ebensogut von innen wie von aussen kommen kann, erfolgt.

### Figurenerklärung.

#### Tafel V. *Derbesia*.

- Fig. 1. Heilung eines durch seitlichen Druck mit einer Nadel verletzten Symplasten. a)  $\frac{1}{2}$ —1 Minute. b) 3 Minuten nach der Operation, das Plasma ist in lebhaftem Zuströmen begriffen. c)  $\frac{1}{2}$  Stunde nachher. Zu- und Abströme. Wirbel. Die Chlorophyllkörper beginnen sich wieder zu normaler Lage und Vertheilung zu ordnen.
- Fig. 2. Durch Druck mit einer flachgehaltenen Nadel innerhalb der Cellulosehülle getheilter Symplast. a) Unmittelbar nach dem Eingriff. Das Plasma in Contraction begriffen. b) Stadium nach 2—3 Minuten. Die contrahirten Enden schieben sich unter Abrundung wieder vor, am Scheitel eine Chlorophyllkörperconcretion, auf welche das Plasma noch lebhaft zuströmt. c) Stad. nach 5 Minuten. Berührung der sich immer weiter ausdehnenden und sich gegeneinander abplattenden später verschmelzenden Theile.
- Fig. 3. Durch einen Scheerenschnitt getheilter Schlauch. a) Etwa 2 Minuten nach dem Durchschneiden. Lebhaftes allseitiges Zuströmen von Protoplasma unter stetiger Verengerung des Wundrings. b) Nach 5 Minuten etwa. Die Ueberwölbung ist vollständig, die Wunde des Symplasten geschlossen. Am Scheitel ein Chlorophyllklumpen. Es macht sich bereits Expansion geltend, die regenerirten Enden werden vorgeschoben. c) Nach etwa  $\frac{1}{4}$  Stunde. Lebhaftes Abströmen von den noch weiter vorgeschobenen Scheiteln. Die Chlorophyllkörper sind vom Scheitel abgeführt.
- Fig. 4. Regenerirtes Ende, welches eine neue Membran gebildet hat, plasmolysirt, 1 Tag nach dem Durchschneiden. Das Plasma ist am Scheitel in noch sehr inniger Verbindung mit der Membran.
- Fig. 5. Unregelmässige im Wiederauswachsen begriffene Portion eines im Innern des Celluloseschlauches zerfallenen Symplasten.



- Fig. 6. Geschichtete Cellulosekappe, durch stetig schrittweises Zurückweichen des Plasmaschlauchs entstanden, an einer Stelle eine kleine Plasmaportion zwischen den Schichten eingeschlossen.
- Fig. 7. Chlorophyllkörper in einem Plasmastrom. Von der Seite biegen aus den benachbarten ruhenden Partien Chloroplasten ein, wobei diese selbst Krümmungen erfahren.
- Fig. 8. Zwei Stadien einer durch Auspressen eines Derbesienschlauches entstandenen Plasmaportionen. 1 und 3 Tage alte Stadien.

#### Tafel VI. Valonia.

- Fig. 1. 2/1. Zerfall des Protoplasmas einer Blase in mehrere im Innern eingeschlossene Tochterblasen.
- Fig. 2. Nat. Gr. Verästelttes Exemplar. b) Abgetrennter Zweig.
- Fig. 3. 30/1. Theil des Protoplasmas nach Anstechen einer Blase, in muldenartigen Vertiefungen von der Zellwand losgelöst.
- Fig. 4, 5, 6. 5/1. Stücke zerschnittener Valonia-Pflänzchen in verschiedenen Stadien des Wundverschlusses. 4 etwa eine Stunde, 5 dreiviertel, 6 anderthalb Stunden nach der Verwundung.
- Fig. 7. 10/1. Abgeschnittene Kappe a) etwa 1 Stunde nach dem Zerschneiden; das Regenerationsprodukt hat die Form eines zugebundenen Sackes; b) 16 Stunden nach dem Zerschneiden.
- Fig. 8. 12/1. Verschiedene Entwicklungsstadien der Heilung eines sehr flachen aus einer grossen Blase herausgeschnittenen Stückes. a) Erheben der anfangs contrahirten Wundränder der Plasmafläche (20 Min. nach d. Zerschn.). b) c) d) Weiter fortschreitendes Zusammenneigen der Ränder (nach etwa 30, 55, 70 Minuten). e) Regenerirte und wieder turgescente Blase (nach etwa 2 $\frac{1}{2}$  Stunden). Die Umrisse bleiben dieselben, am Tage nach dem Zerschneiden war auch die Membran wieder regenerirt.

# Aus der Chlorophyceen-Flora der Torfstiche zu Virnheim.

Von

W. Schmidle.

Hierzu Tafel VII.

## I. Verzeichniss der vorkommenden Arten.

Die im folgenden Verzeichniss enthaltenen Algen stammen sämtlich von einem einzigen Fundorte, den alten Torfstichen des hessischen Städtchens Virnheim.

Es sind dieses eine Reihe grösserer und kleinerer mit *Myriophyllum*, *Potamogeton* und hohem Schilfgrase zum Theil dicht bewachsener Teiche, ca. eine halbe Stunde östlich von Virnheim, hart an der badischen Grenze. Sie liegen sämtlich in einem früheren Neckarbette.

Obwohl sich ihr Wasser jederzeit sehr kalkhaltig erwies, so findet sich hier eine reiche Desmidiaceen- und Palmellaceen-Flora, die eben dieser Beschaffenheit des Wassers wegen fast nur aus sonst sehr seltenen oder unbekannten Formen besteht.<sup>1)</sup>

Die Flora der einzelnen unmittelbar nebeneinander liegenden Teiche zeigt kaum eine Verschiedenheit; nur die ältesten fast wieder zugewachsenen Torfstiche am südlichen Ende der Neckarniederung, welche diesen Sommer beinahe ausgetrocknet und deren Wasser weit mehr als das der anderen verunreinigt war, zeigten eine etwas abweichend zusammengesetzte Flora<sup>2)</sup>, wenige Desmidiaceen, dafür aber mehr Palmellaceen und die aufgeführten Vaucherien.

Die hinter dem Autornamen zitierte Abbildung ist diejenige, welche dem bestimmten Exemplar am nächsten kam. Die bei der Vorkommensbezeichnung stehende lateinische Ziffer III, VI, X bezeichnet die entsprechenden Monate März, Juni und October.

---

1) Vergl. darüber meine Abhandlung in den Berichten der Naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. B. 1893.

2) Vergl. dazu das im zweiten Theil pag. 22 u. 23 Gesagte.



### 1. Gattung *Oedogonium* Link.

*Oedog. undulatum* (Breb.) A. Braun. Cooke brit. Fr. Alg. tab. 59, fig. 9.

Selten X.

Nicht fructificirend.

*Oed. (?) spirogranulatum* n. sp.

Cellulae 12—16  $\mu$  latae, 20—52  $\mu$  longae, apicibus turgidiores ibique posteriorem cellulam tegentes; contentus chlorophyllosus e granulis parvis parietalibus et saepe in series longitudinales ordinatis constitutus; cellulae breves, crassae et chlorophyllosae interdum cum longis, tenuioribus chlorophyllo valde carentibus alternantes. Membrana cellularum crassa et firma granulis in series spirales ordinatis evidenter ornatae.

Quae alga quo loco systemae ponenda sit non nisi propagatione considerata dici potest; fieri potest, quin Eudesmidieis Hansg. Prodr. pag. 167 propinqua sit.

Ziemlich zerstreut; X.

Tabula nostra fig. 1.

### 2. Gattung *Coleochaete* Breb.

*Col. irregulare*. Pringsh. Jahrb. II, tab. I, fig. 6.

Sehr selten, 3 mal beobachtet; X.

### 3. Gattung *Vaucheria* D. C.

*V. terrestris*. Lyngby. Cooke Brit. Fr. Alg. tab. 49, fig. 1—3.

Auf feuchter Erde und in einem seichten Graben häufig; mit Früchten; III.

*V. sessilis* var. *repens*. (Hass.) Rbh.

Mit obiger selten; III.

Die Bestimmung dieser Pflanze rührt von P. Richter her, der die Güte hatte, die ihm für die *Phycotheca universalis* zugesandten Exsiccate auf meine Bitte nachzuuntersuchen.

### 4. Gattung *Pediastrum* Meyen.

*Ped. Boryanum* (Turp.) Menegh. Ralfs. Brit. Desm. tab. XXXI, fig. 9.

III, VI, X, ziemlich selten.

— — var. *granulatum* (Kütz.) A. Braun.

Mit obiger selten.

*P. tetras* (Ehrberg) Ralfs. Eyrich, Beiträge zur Kenntniss der Algenfl. der Umgebung Mannheims, fig. 14.

Sehr selten; III.

### 5. Gattung *Scenedesmus* Meyen.

*Sc. quadricauda* (Turp.) Breb.<sup>1)</sup>

VI und X, ziemlich selten.

*Sc. bijugatus* (Turp.) Kützg.

X, zerstreut.

— — var. *alternans* (Reinsch.) Hansg.

Mit obiger; X.

1) Nach der interessanten Arbeit De Wildeman's in *Notarisia* 1893, Heft 4, gehören die beiden angeführten Species der Gattung *Sc. obtusus* Franzé als Variationen an.

### 6. Gattung *Sorastrum* Kützg.

*Sorastrum spinulosum* var. *crassispinosum*. Hansg. Prodr. pag. 235.  
Sehr selten; VI und X.

### 7. Gattung *Ophiocytium* Naeg.

*Ophiocytium majus* Naeg. Gattg. einzell. Algen tab. IV, A, fig. 2.  
X; selten.

### 8. Gattung *Rhaphidium* Kützg.

*R. polymorphum* var. *contortum* (Thur.). Wolle: Freshw. Alg. of U. St. tab. 160, fig. 11—12.

Diese interessante Form findet sich hier ziemlich häufig und hielt sich das ganze Jahr über constant, so dass sie mir eine wohlabgegrenzte selbständige Art zu sein scheint.

### 9. Gattung *Kirchneriella* Schmidle.

*Kirchneriella lunata* Schmidle. Berichte der Naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. B. 1893, tab. III.

Sehr selten; X; zweimal hier beobachtet.

*K. obesa* (West: Jour. Roy. Micr. Soc. 1892, tab. X) Schmidle l. c.

Cellulae vix tenuiores quam Westianae, ca. 2—4  $\mu$  crassae, apicibus vix angustatae, ibique late rotundatae.

Tabula nostra fig. 3.

Die Zellen (bis zu 32) bilden mikrosk. Familien, waren zu je vier einander genähert, jedoch nicht mit dem Rücken mit einander verwachsen und schauten meist mit der concaven Seite nach derselben Richtung.

— — var. *contorta* n. var.

Cellulae forma typica sed longiores, non in eadem planitie contortae sed fere spiralem formantes.

Selten; VI und X, die Var. bloss X.

Tabula nostra fig. 2.

### 10. Gattung *Tetraedron* Kützg.

*Tetr. minimum* (A. Br.) Hansgrg.

a) forma typica Reinsch Polyedriarum Monographia, tab. IV, fig. 2 f.

b) forma apiculata Reinsch, l. c. tab. IV, fig. 2 c.

c) forma tetralobulatum Reinsch, l. c. fig. 2 d.

Zerstreut in den verschiedenen Formen; VI und X.

*Tetr. lobulatum* Hansgrg. Reinsch, Algenfl. von Franken, tab. II, fig. 2.

Sehr selten; X.

### II. Gattung *Reinschiella* De Toni.

*Reinschiella crassispina* (Reinsch) De Toni: Sylloge Algarum pag. 613

= *Closteridium* cr. Reinsch Polyedriarum Monographia tab. VIII, fig. 2.

Ziemlich selten; III, VI und X.



## 12. Gattung *Geminella* Turpin.

*Geminella interrupta* (Turp.) Lagerh. Naegeli: Einzell. Algen, tab. 3, B.  
Sehr selten; einmal im Juni beobachtet.

## 13. Gattung *Palmodactylon* Naeg.

*Pal. simplex* Naeg. Einz. Algen.  
Sehr selten; einmal im October beobachtet.

## 14. Gattung *Staurogenia* Kützg.

*Staurogenia rectangularis* (Naeg.) Al. Br. Cooke brit. Freshw. Algae  
tab. 18, fig. 3.  
Das ganze Jahr zerstreut.

## 15. Gattung *Dictyosphaerium* Naeg.

*Dic. pulchellum* Wood:  
Zerstreut das ganze Jahr.

## 16. Gattung *Oocystis* Naeg.

*Ooc. Naegelii* A. Br.  
III, VI und X; ziemlich selten.

## 17. Gattung *Urococcus* Hassall.

*Urococcus insigne* var. *regularis* nob.

Cellulae usque ad 72  $\mu$  longae et 60  $\mu$  latae, rotundae vel oblongae, plerumque singulae, vel binae, varius in familias parvas congregatae, primo contentu viridi dein sanguineo, tegumentis ca. 8  $\mu$  crassis in omnes directiones aequaliter evolutis, stipite deficiente.

Habitat ad plantas submersas aut in fundo stagnorum.

Diese Pflanze zeigte das ganze Jahr das geschilderte Aussehen; nur einmal wurde ein kleiner Ansatz zur Ausbildung eines Stielchens bemerkt.

Ziemlich häufig; III, VI, X.

Durch das Vorkommen im Wasser und das Fehlen eines Stieles glaube ich zur Aufstellung der Variation berechtigt zu sein.

## 18. Gattung *Botryococcus* Kützg.

*Botryococcus Braunii* Kützg.

Sehr zerstreut; X.

*Bot. calcareus* West: Linnean Soc. Journal vol. XXIX, tab. 18, fig. 6.  
Ziemlich selten, das ganze Jahr.

## 19. Gattung *Dactylococcus* Naeg.

*Dactylococcus caudatus* Hansg. Prodr. pag. 146 = *Characium pyriforme* A. Br. in Reinsch, Algenfl. von Franken, tab. III, fig. Va—c.  
Zerstreut in einem fast ausgetrockneten Teiche; X.

— — var. *bicaudatus* Hansg. l. c.

Mit der typischen Form.

## 20. Gattung *Tetracoccus* West:

Jour. Roy. Microsc. Soc. 1892.

*Tetr. Wildemani* nob = *Pleurococcus nimbus* De Wildeman: Bulletin de l'Herbier Boissier Tome I, Nr. 7; 1893.

Diese interessante von De Wildeman entdeckte und genau untersuchte Alge fand ich im Juni und October zerstreut in einem der untersuchten Teiche; die Angaben De Wildeman's kann ich sämtlich bestätigen; die Gallertaureole war an einigen Exemplaren nicht zu sehen, an anderen, wie auch Wildeman angibt, oft nur schwer.

Die von West l. c. gegebene Gattungsdiagnose, pag. 23 im Separatabdruck, stimmt vollständig auch auf diese Alge. Unterschiede scheinen nur darin zu bestehen, dass unsere Art von einer Gallerthülle umgeben ist, von welcher West schweigt, ferner, dass dort die einzelnen Tetraden (nach dem Ausdruck De Wildeman's, subfamiliae nach West) unvollständig verbunden sind durch filis delicatis, hyalinis subcurvatis. Es sind dieses jedoch offenbar, wie De Wildeman bei seiner Pflanze richtig erkannt hat (und West ebenfalls vermuthet: *forsan reliquae membranarum cellularum*), die Ueberreste der Mutterzellhäute, welche gerade so bei unserer Alge vorhanden sind.

Was das Fehlen der Gallerthülle bei der West'schen Art anbetrifft, so vermuthete ich von vornen herein, dass auch dort eine solche vorhanden sein müsste. Denn einmal sind die hyalinen Fäden (nach der Ansicht West's), welche die einzelnen Tetraden verbinden, nicht immer vorhanden, vergleiche Fig. 46 bei West l. c.; dann sind diese Fäden bei keiner Figur an den Tetraden selbst angeheftet, sondern sie erscheinen erst in einigen Abständen, gehen häufig nicht von Tetrade zu Tetrade, sondern kehren oft im Bogen von der Tetrade, von der sie ausgehen, wieder zurück; vergl. Fig. 44 die Tetrade rechts oben, ferner Fig. 46. Es wäre bei einem solchen Verhalten, das darauf hindeutet, dass diese Fäden eben Reste alter Zellhäute sind, gar nicht verständlich, wie die Tetraden zu grösseren Familien vereinigt blieben und wie die Verbindungsfäden selbst die gebogene Gestalt beibehielten, wenn eben nicht alles von einer alles umschliessenden Gallerte zusammengehalten würde. Dass diese Gallerte schwer zu sehen ist, stimmt wieder mit der De Wildeman'schen Beobachtung, der sie nur durch Anwendung von Tusche sichtbar gemacht hat.<sup>1)</sup>

---

1) West hat seither diese meine Vermuthung auf eine Anfrage meinerseits in liebenswürdigster Weise bestätigt. Er schreibt: The cells were in a hyaline gelatinous matrix, which was so very transparent, that its existence could hardly be proved except by its power of holding the groups of cells in the same relative positions and by the effect of reagents. That is why it was left out of the description as the figure practically proved its presence (as you say) by inference. Yes, *Pleur. nimbus* Wildem. appear to belong to the same genus.



Ich glaube desshalb, dass beide Algen in eine Gattung zu vereinigen sind. Sie jedoch zur Gattung *Pleurococcus* zu ziehen, wie De Wildeman es gethan, hindert mich nicht so sehr das Vorhandensein einer Gallertmasse, als vielmehr der Umstand, dass meines Wissens bei keiner Art dieser Gattung eine so auffällige Gruppierung in Tetraden (prägnanter als bei *Tetraspora*, von welcher sich unsere Alge schon durch das mikroskopische Lager unterscheidet) vorzukommen scheint und ein ebenso merkwürdiges Verhalten der Membran der Mutterzellhaut nach der Theilung.

Es scheint mir, dass desshalb die West'sche Gattung beizubehalten ist, jedoch mit einigen Veränderungen in der Diagnose.

*Genus Tetracoccus.*

Cellulis parvis, globosis vel subglobosis, viridibus, regulariter quaternis et propinquis, familias microscopicas, irregulares, libere natantes formantibus; subfamiliis singulis plerumque ex cellulis quaternis (i. e. tetradibus) constitutis et saepe reliquis membranorum seniorum circumdatis aut quasi filis delicatulis inter se conjunctis; in muco gelatinoso tantummodo reagentia adhibita visibili positis; contentu chlorophylloso cum granulo magno vel magnis paucis; propagatione cellularum divisione in duas directiones vel in eadem<sup>1)</sup> vel in diversis planitiebus alternantes; cellulis filiabus quatuor in cellula matricali ortis.

*Tetr. botryoides* West. l. c.

Diam. cell. 3,8—5,7  $\mu$ , famil. 30—57  $\mu$ ; cellulae tetradis globosae vel subglobosae plerumque in eadem planitie positae; contentus chlorophyllosus cum granulis magnis paucis, aureola massae gelatinosae destitutae.

*Tetr. Wildemani* (De Wildeman) nob.

Cellulae majores, 8—15  $\mu$  diam., globosae aut pressione mutua angulosae; cellulae tetradis quaternae raro in eadem planitie aureola fibrillari radianti plerumque circumdatae; contentus chlorophyllosus parietalis cum granulo magno.

## 21. Gattung *Radiofilum*.<sup>2)</sup>

Cellulae adultae rotundatae vel subovatae, inter se subremotae et ponte vix visibili (forsitan membranis concretis cellularum formato) inter se conjunctae et ita fila brevia fragilia libere natantia formantes. Cellulae singulae reagentiis adhibitis massa gelatinosa abvolutae structurâ **non** lamellosâ sed, ut apud desmidiaceas, radianti. Contentus chlorophyllosus ex uno

1) Es scheint mir wahrscheinlich, dass auch bei *Tetr. botryoides* die Theilung in verschiedenen Ebenen stattfindet oder stattfinden kann; vergl. z. B. die Tetraden in Fig. 46 bei West l. c. auf der unteren Seite.

2) Der Name kommt von Radius Strahl, filum Faden, wegen der strahligen Gallerte.

vel rarissime duobus chlorophoris parietalibus, superficiem non plane tegentibus, saepe caliciformibus constitutus cum uno vel duobus pyrenoidibus. Nucleus singulus, ut videtur.

*Radiof. conjunctivum.*

Cellulae 6  $\mu$  latae et 6—7  $\mu$  longae, rotundatae aetate provecta inter se remotae; divisione peracta semicirculares et appropinquatae, ponte conjunctivo tunc non visibili. Ceterum characteres generis.

Propagatio divisione cellularum et zoogonidiis; zoogonidiis singulis ex una cellula ortis dein membrana cellulae lateraliter rupta examinantibus et mox sine copulatione germinantibus.

Tabula nostra fig. 4 u. 5.

Quod genus Hormisciae et Geminellae propinquum esse videtur, sed facile discernitur, 1. rotundâ cellularum formâ, 2. ponte inter singulas cellulas conjunctivo, 3. structurâ radianti massae gelatinosae.

Dass ein Entwicklungszustand einer andern Alge (Ulotrichace) vorliege, glaube ich nicht. Denn einmal konnte die Alge in reichlicher Menge ein ganzes Jahr lang beobachtet werden, ohne die geringste Veränderung ihres Baues. Dann kamen Ulotrichaceen (mit Ausnahme einer sehr selten beobachteten Conferva) an ihrem Standorte überhaupt nicht vor. Ferner wurde eine verbindende Brücke zwischen den einzelnen Zellen bei solchen Zuständen nicht beobachtet. Und zuletzt scheint mir die Beschaffenheit der Gallerthülle einer solchen Annahme zu widersprechen. Denn bei den genannten Entwicklungszuständen ist die Gallerte aus der Verschleimung und Quellung der Zellhäute hervorgegangen<sup>1)</sup>, hat also eine mehr oder weniger lamellose Struktur, nicht aber eine radiäre, wie hier oder z. B. bei den Desmidiaceen, wo sie durch die Poren der Zellhaut abgeschieden ist. Im ersten Falle bildet sie eine den Faden in seiner ganzen Länge ununterbrochen umhüllende Schicht, im letzten Falle jedoch zeigt die bei der Färbung eintretende Contraction, dass jede Zelle ihre eigene Hülle gebildet hat, die Schicht also bei jeder Zelle eine Unterbrechung erleidet.

Der Unterschied dieser radiären und lamellosen Gallertstruktur ist, da sie auf ganz verschiedene Weise entstanden ist, wohl kein bedeutungsloser, sondern bedingt wohl auch eine ganz verschiedene physiologische Function der Gallerthülle.

## 22. Gattung Desmidium Ag.

*Desmidium Swartzii* Ag. Ralfs Brit. Desm. tab. IV.

Ziemlich selten; VI und X.

1) Vergl. darüber z. B. Lagerheim: Zur Entwicklungsgeschichte einiger Confervaceen, Flora 1888.



*Desm. aptogonum* Breb. Cooke Brit. Desm. tab. V, fig. 1.  
Sehr selten; III, VI, X.

**23. Gattung Hyalotheka Ehrenberg.**

*Hyalotheka dissiliens* (Smith) Breb. Delp. Desm. subalp. tab. I, fig. 1—12.  
Ziemlich selten; III, VI, X.

— — *var. triquetra* Jakobs.

Sehr selten; einmal im Oct. beobachtet.

**24. Gattung Sphaeroszoma Corda.**

*Sph. pulchrum* Bailey: Wolle Desm. U. St. tab. IV, fig. 1—2.  
Sehr selten; zweimal gefunden; X.

**25. Gattung Onychonema Wall.**

*Onychonema filiforme* (Ehrenberg) Roy. et Biss.

— — *var. ornata* nob.

Semicellulis quadrangulo-rotundatis, 12—14  $\mu$  longis, 15  $\mu$  latis, incissurâ profundâ, basi subreniformi, lateribus convexis, apice late rotundato, membrana serie horizontali punctorum ornata, (raro duobus); ceterum levi.

Tabula nostra fig. 6.

Ziemlich häufig das ganze Jahr.

*Forma Sphaeroszomati Archeri Gutwinski*, Flora Glonow Okolic Lwowa pag. 29, tab. I, fig. 4 proxima et transitum efficiens inter hanc speciem et Onych. filiforme Roy. et Biss.

**26. Gattung Cosmocladium Breb.**

*Cosmocladium subramosum* n. sp.

Semicellulis glabris ellipticis, parvis, 12  $\mu$  longis, 8  $\mu$  latis, lateribus rotundatis, apice latissime rotundato, incissura lineari, profunda, extremo ampliata, contentu chlorophylloso cum singulo pyrenoide. Familia libere natans plerumque ex quatuor cellulis seriatim filis binis? hyalinis delicatissimis conjunctis atque insuper in mucro vix visibili positis constituta vel raro ex octonis (sex seriatim conjunctis reliquis duos ramulos unicellulares formantibus). Cellulis omnibus latere lato perpendiculariter ad directionem filorum sitis.

Ziemlich häufig das ganze Jahr.

Tabula nostra fig. 8 a, b, c.

Differt a Cosmocl. saxonico 1. cellulis multo minoribus; 2. ramis destitutum vel tantum unicellularibus; 3. cellulis omnibus latere lato perpendiculariter ad directionem filorum sitis. (Apud Cos. saxonicum autore Rabenh. in flora Europ. III pag. 54, semicellulae latere lato varie sitae sunt, ramificatio autem in duas vel tres directiones distributa.) Eisdem rebus et figura cellularum a Cosmocl. constricto Josh. distincta est.

**27. Gattung Cylindrocystis Menegh.**

*Cyl. diplospora* Lund Desm. Suec. tab. 5, fig. 7.

*Forma intermedia* nob.

Cellulae majores, 80  $\mu$  longae, 34  $\mu$  latae, elliptico-cylindratae, apicibus rotundatae, medio non constrictae, leves; contentus chlorophyllus ut in aliis speciebus generis.

Quae forma dimensionibus inter formam typicam et formam majorem apud West: Fresh. Algae of West-Ireland 1891 medium tenet.

Sehr selten im Wasser unter andern Desmidiaceen; einmal gefunden; X.

Tabula nostra fig. 9.

#### 28. Gattung Closterium Nitzsch.

*Cl. gracile* Breb. Cooke Brit. Desm. tab. 13, fig. 8.

Sehr selten, III, X.

*Cl. Dianae* Ehrberg: Klebs Desm. Ostpr. tab. I, fig. 13 b, c, e, f.

Sehr zerstreut; III, VI, X.

*Cl. Leibleinii* forma *Borgesenii*. Börgesen Symbolae ad floram Brasiliae centralis cognoscendam pag. 935, tab. II, fig. 7.

Forma minus curvata, ad *Cl. moniliferum* Ehrenberg accedens, apicibus paulo obtusioribus, glabra, diluta, medio vix tumida, 210  $\mu$  longa, 41  $\mu$  lata (apud Börgesen 202  $\mu$  long., 36  $\mu$  lat.).

In einem alten beinahe ausgetrockneten Teiche zerstreut; X.

*Cl. moniliferum* Ehrenberg. Klebs Desm. Ostpr. tab. I, fig. 8 b und 4 d. März sehr selten.

#### 29. Gattung Disphinctium Naeg.

*Disph. connatum* De By. Ralfs Brit. Desm. tab. XVII, fig. 10 a und b.

Sehr selten; III, VI und X.

#### 30. Gattung Pleurotaenium Naeg.

*Pleurotaenium Ehrenbergii* (Ralfs.) Delp. Ralfs Brit. Desm. tab. 26, fig. 4 a—c.

Zerstreut das ganze Jahr.

#### 31. Gattung Docidium Breb.

*Doc. Baculum* Breb., Ralfs. Brit. Desm. tab. 33, fig. 5.

Sehr selten, VI und X.

#### 32. Gattung Penium Breb.

*Penium Naegelii* Breb., Naeg. Einz. Alg. tab. VI. D.

Sehr selten; VI.

#### 33. Gattung Xanthidium Ehrenberg.

*X. antilopaeum* (Breb.) Kützg. var. *oligocanthum* n. var.

Semicellulae ellipticae membrana subilissime granulata, utroque latere ad basin duobus saepe subcurvatis saepe rectis spinis, supra autem una tantum mediana spina ornatae. Incisura extrorsum ampliata, tumore supra isthmum destituto; pyrenoidibus duobus in semicellula.

Cellulae 46—50  $\mu$  longae, 46—58  $\mu$  latae.

Tabula nostra fig. 10.



X. antilopaeum var. tropicum Lagerh. in De Toni Sylloge algarum pag. 920 spinas accurate inverse positas praebet.

Diese interessante und durch das Fehlen je eines Dornes auf jeder Seite der Halbzelle auffällige Variation fand sich constant in gleichem Aussehen das ganze Jahr über ziemlich zerstreut sowohl in noch unentwickelten (Frühjahr) als ganz ausgebildeten Exemplaren. Ich glaubte schon eine neue Art vor mir zu haben, bis es mir ein einziges Mal gelang, ein Exemplar aufzufinden, dessen eine Halbzelle die typische Bedornung, die andere die der Variation zeigte.

Ein prägnantes Beispiel der grossen Variabilität der Desmidiaceen. *Xanth. cristatum* var. *unicatum* Breb. in Ralfs Brit. Desm. tab. XIX, fig. 3 e.

Sehr selten; VI.

#### 34. Gattung *Cosmarium* Corda.

*Cosm. granatum* Breb. Klebs Desm. Ostpr. tab. III, fig. 26.

Ziemlich selten; III, VI und X.

*Cosm. moniliforme* Ralfs f. *subviride* nob. = *Disph. globosum* f. *subviride*. Schmidle, Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B. Band VII, pag. 24, tab. VI, fig. 13.

Cellulae minores quam in forma typica; 29—32  $\mu$  longae, 18—19  $\mu$  latae; isthmus latior (13—14  $\mu$ ); diam. incisura intus rotundata, obtusangula.

Quae forma magnitudine et habitu isthmi transitum efficit ad *Cosm. moniliforme* var. *panduriforme* in Heimerl Desm. alp. pag. 598, tab. V, fig. 11.

Da die Beschaffenheit der Einschnürung in meiner oben citirten Abbildung vom Lithographen ungenau wiedergegeben wurde, so gebe ich hier eine neue.

Tabula nostra fig. 7.

*Cosm. biocculatum* forma *Gutur.* Flora Glonow Lwowa tab. I, fig. 25, pag. 46.

Sehr selten; III.

Dimensiones: 23  $\mu$  long. et lat.

— — var. *depressum* Schaarschmidt. Magyar. Desmid. nach De Toni Sylloge Alg. pag. 934.

VI und X; selten.

Dimensiones: 22  $\mu$  long., 21  $\mu$  lat.

*Cosm. scenedesmus* var. *intermedium* Gutwinski. Flora Glonow Lwowa pag. 46, tab. I, fig. 28.

Dimensiones: 38—40  $\mu$  lat., 40—42  $\mu$  long.

Ziemlich zerstreut; III, VI.

— — var. *intermed. form. glabra.* Schmidle l. c. pag. 31, tab. VI, fig. 16.

Mit obiger; seltener; III, VI.

*Cosm. subtumidum* Nordst., Algae Exsiccatae pag. 44 cum icone.

Dimensiones: 30—32  $\mu$  long., 27—32  $\mu$  lat. Membrana glabra aut subtilissime punctata.

Tabula nostra fig. 13.

— — *forma rotunda* nob.

Cellulae dorso medio non truncatae sed aequaliter rotundatae, ceterum ut in forma typica.

Tabula nostra fig. 14.

Beide Formen das ganze Jahr über zerstreut.

Auf den ersten Blick bilden die in demselben Gemische vorkommenden Arten: *Cosm. biocculatum* forma Gutw. mit der Var. *depressum*, *Cosm. tumidum* mit der Forma *rotundata* und *Cosm. scenedesmus* var. *intermedium* Gutw. eine zusammenhängende Reihe von Formen, die sich mehr oder weniger bloss durch die Grösse unterscheiden. Es ist jedoch bei näherem Zusehen nicht möglich, Zwischenformen aufzufinden. Die erste Art hat constant die Grösse bis höchstens 22  $\mu$ , die zweite schwankt zwischen 30 und 32, die dritte zwischen 40 und 42. Es mag ein solches Vorkommen vielleicht der Grund sein, dass von einigen Autoren Formen bis zu 36  $\mu$  Länge zu *Cosm. bioc.* gerechnet worden sind.

*Cosm. Meneghinii* Breb.

*genuinum* Kirchner, Alg. Schles. pag. 148.

Sehr selten; III.

— — *var. concinnum* Rabh. forma.

Cell. 28  $\mu$  longae, 22  $\mu$  latae, *Cosmario* subquadrato Nordst. simillinae, sed minores et glabrae.

Tabula nostra fig. 18.

Ziemlich selten; VI und X.

*Cosmarium granatoides* nob. = *Cosm. Menegh.* var. *granatoides*, Schmidle, Berichte der Naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. B. 1893, tab. VI, fig. 15, pag. 28.

Lateribus semicellulae rectis utrinque cum duobus lobulis, apice alte convexo-rotundato; membrana glabra, incisura angusta profunda, angulis inferioribus rectis, rotundatis; singulo pyrenoide. Cellulae 16  $\mu$  longae, 11  $\mu$  latae, e vertice ellipticae.

Das ganze Jahr ziemlich zerstreut.

Tabula nostra fig. 12.

*Cosm. crenulatum* var. *Reinschii* nob. l. c. pag. 29, tab. III, fig. 10 = ? *Cosm. impressulum* Elfv.

Selten; III und VI.

*Cosm. striatum* Boldt. Bidrag till, Kännedomen om Sibriens etc., tab. V, fig. 9.

Ziemlich selten das ganze Jahr.



*Cosm. substriatum* var. *minus* nob. Berichte der Naturf. Ges. zu Freiburg i. B., tab. V, fig. 10.

Mit obiger Art; seltener; X.

Ich gebe im Folgenden eine Zusammenstellung derjenigen mir bekannten Cosmarienspecies, welche mit den beiden zuletzt genannten Formen eine solche Aehnlichkeit haben, dass sie in eine einzige Art zusammengefasst werden könnten. Es sind:

A) Formae in media semicellula tumore (vix perspicuo) ornatae.

a) glabrae.

1. *Cosm. subdanicum* West: Linnean Society's Journal vol. XXIX, tab. XXI, fig. 4, pag. 150.
2. *Cosm. humile* var. *glabratum* Gutwinski. Materialy de Flory Glonow etc., Krakow 1892, tab. III, fig. 14, pag. 27.

b) granulis perparvis ornatae.

3. *Cosm. substriatum* Nordst. Algae aquae dulcis exsiccatae: Nr. 977, pag. 42.
4. *Cosm. substriatum* var. *minor*. Schmidle l. c.
5. *Cosm. danicum* Börgesen. Bornholms Desmidié-Flora pag. 145, tab. 6, fig. 6.
6. *Cosm. subhumile* Gutwinski. Flora Glonow okolik Lwowa tab. II, fig. 1, pag. 50.

B) Formae non tumore ornatae.

a) glabrae.

7. *Cosm. striatum* var. *glabratum*. Raciborski Desmidiaceae novae, tab. V, fig. 31.

b) granulis perparvis ornatae.

8. *Cosm. humile* Nordst. in De Toni Sylloge Algarum pag. 965 = *Cosm. coelatum* gay: Essai Monogr. Conjug. tab. I, fig. 17, pag. 59.
  9. *Cosm. striatum* Boldt, l. c.
- Dazu wären vielleicht noch weiter zu rechnen und zwar unter A b):
10. *Cosm. Blytti* forma *lithuanica*. Raciborski Desmidiaceae novae tab. V, fig. 33.
  11. *Cosm. Blytti* forma *Berolinensis*. Raciborski l. c., tab. V, fig. 34.

Alle diese Formen schliessen sich ihrer Zellform nach einerseits an *Cosm. Braunii* Reinsch., Algenflora von Franken, Tab. X, fig. III d u. g, andererseits namentlich durch das weniger ausgebildete *Cosm. subdanicum* West an *Cosm. bipunctulatum* Börgesen Symbolae ad Flor. Brasil. pag. 40, tab. IV, fig. 33.

Die typische Uebereinstimmung dieser Formen besteht in Folgendem:

Die Formen sind alle sehr klein, ca. 12—17  $\mu$  lang und breit; nur Nr. 3 und 7 erreichen eine Grösse von 24—28  $\mu$  und eine Breite von 20—24  $\mu$ .

Das Verhältniss von Länge zur Breite ist kaum etwas grösser als 1 (bei 1, 2, 3, 5, 6, 7, 11) oder gleich 1 (bei den übrigen).

Charakteristisch ist für alle die Zellform: die Einschnürung ist eng und tief, die untern Ecken sind abgerundet, die Seiten erheben sich zuerst senkrecht zur Einschnürung und zeigen hier zwei schwache wellige Erhebungen, dann folgt eine rechtwinklige tiefere Kerbe (mit abgerundetem Winkel), so dass der Scheitel gerade vorgezogen erscheint. Er selbst ist breit abgestutzt und zeigt immer 4—5 schwache Einkerbungen. So besteht die Halbzelle aus drei kurzen Lappen; zwei Seitenlappen mit breitem, zweimal leicht gewelltem Scheitel und einem etwas breiterem, senkrecht auf den Seitenlappen stehenden Endlappen, dessen Scheitel breit abgestutzt und leicht gewellt ist.

Das Zellinnere zeigt bei allen Formen ein Pyrenoid in der Halbzelle.

Die Unterschiede dieser Formen bestehen (abgesehen von den etwas grösseren Dimensionen von 3 und 7):

α) in dem Vorhandensein oder Fehlen eines Tumors in der Mitte der Halbzelle;

β) in dem Vorhandensein oder Fehlen einer Granulation und in der verschiedenen Stellung der Graneln.

Der aus α) resultirende Unterschied ist jedoch unbedeutend, denn bei allen Formen mit Tumor, ausgenommen 10 und 11, ist letzterer so schwach ausgebildet, dass er leicht übersehen oder auch einmal ganz fehlen kann. Bei 1 sagt die Diagnose: „medio leviter sub tumidae“, bei 2 „utrinque paulo-papillato-angulatum inflatae“, bei 3 „medio tuberculo parvo“; dasselbe gilt für 4. Bei 5 ist in der Diagnose ein Tumor nicht beschrieben; ich habe diese Form trotzdem zur Abtheilung A gestellt, weil in der Frontansicht mitten auf der Halbzelle zwei übereinanderstehende Granulae stehen, die in der Scheitelansicht, wie es bei den übrigen beschrieben wird, als eine kleine Papille erscheinen müssen. Bei 6 heisst es: medio utrinque inflatae („indistincte“).

Es ist desshalb gar nicht ausgeschlossen, dass auch bei den Formen unter B bei näherem Zusehen eine solche minimale Ausbuchtung gesehen werden könnte.

Was nun den zweiten Unterschied anbelangt, so wird Nr. 1 und 7 schlechthin als glabra bezeichnet, bei 2 jedoch ist dieses nicht sicher: „membrana, ut videtur, glabra“. Diese Unsicherheit rührt daher, dass es nur sehr schwer ist, guter Systeme und günstiger Untersuchungsobjecte bedarf, die überall nur sehr schwach angedeutete Gra-



nulation zu erkennen. Daher rührt auch, wie es mir bei einigen Exemplaren nachzuweisen gelang, die Streifung bei *Cos. striatum* (Nr. 9). Die oberen 4 Graneln am Scheitel sind deutlich zu sehen, die wenigen in senkrechten Reihen darunterstehenden (vergl. auch die Granulation bei 4) kamen nur noch als undeutliche Streifung zur Wahrnehmung, da ja die feine Granulation gegen die Mitte der Halbzelle zu bekanntlich immer schwerer zu sehen ist, als am Rande.

Was nun die Stellung der einzelnen Graneln selbst anbelangt, so scheint mir Nr. 3 und 4 die voll entwickelte Ausbildung der Granulation zu zeigen, auf welche sich die der übrigen Formen leicht zurückführen lässt. Zwei Reihen von 4—5 Graneln laufen hier parallel mit dem abgestutzten Scheitel, wobei die Graneln der einzelnen Reihen wieder senkrecht übereinander stehen, so dass zugleich kurze — aus wenigen Graneln bestehende Verticalreihen gebildet werden (vergl. auch das oben über *C. striatum* Gesagte). Ähnlich ist die Granulation an den Enden der Seitenlappen. Es sind hier 2 Verticalreihen von je 2 oder 3 Graneln, die so stehen, dass sie zugleich 2 oder 3 Horizontalreihen von je 2 Graneln bilden.

Bei 5 ist nun die zweite Horizontalreihe des Scheitels nicht ganz ausgebildet, es fehlen hier die inneren Graneln, ebenso sind auch die inneren Verticalreihen der Seitenlappen nur durch je eine Granel angedeutet. Bei 8 stehen die Graneln scheinbar in 2 concentrischen Reihen, doch ist es nicht schwer, auch hier (vergl. die Figur bei Gay l. c.) die oben geschilderte Granulation zu erkennen. Eine vollständig concentrische Granulation scheint mir überdies nach dem sonstigen Bau der Zelle nicht wahrscheinlich zu sein. Die Granulation endlich bei 6 zeigt nach der Zeichnung Gutwinski's (tab. II, fig. 1, l. c.) die beiden Reihen der Seitenlappen in beiden Zellhälften gut ausgebildet, während in den Scheitellappen bei der oberen Zellhälfte nur die erste Reihe vollständig ausgebildet ist und von der zweiten (ähnlich wie bei 5) die inneren Graneln fehlen. In der unteren Zellhälfte jedoch sind von der ersten Reihe des Scheitels nur die 2 mittleren Graneln vorhanden, die 2te Reihe dagegen fehlt vollständig. Wenn diese Figur genau gezeichnet ist, woran ich nicht zweifle, so beweist sie uns zugleich, wie variabel die Granulation bei dieser Form ist. Auch die Figuren bei Börgesen und Nordstedt nebst dessen Diagnose pag. 42: „interdum irregulariter“ deuten auf eine solche Variabilität hin.

Aus allem diesem scheint es mir, dass bei diesen Formen in Beziehung auf die Granulation dieselben Verhältnisse obwalten, wie ich

sie kürzlich bei *Cosm. subpunctulatum* Nordst.<sup>1)</sup> und seither wieder bei andern Cosmarien, z. B. *C. Boeckii* Wille nachgewiesen habe, nämlich: die Granulation ist relativ sehr variabel, doch ist immer eine gewisse Gesetzmässigkeit in derselben zu erkennen, die bei allen Formen derselben Art zu Tage tritt.

*Cosm. substriatum* Nordst. zeigt nun diese Gesetzmässigkeit, wie ich gezeigt habe, am vollständigsten und ist auch sonst die am besten entwickelte Form. Es scheint mir deshalb, dass diese Form mit Einschluss der von mir aufgestellten Variation und deshalb mit Veränderung der Grössenangaben in der Diagnose (Länge 16—28  $\mu$ , Breite 16—24  $\mu$ , statt wie bisher, Länge 22—28  $\mu$ , Breite 12—13  $\mu$ ) als Typus einer Species angesehen werden muss, von der die übrigen genannten Formen Variationen darstellen.<sup>2)</sup>

*Cosm. contractum* Kirch. Wolle, Desm. U. St. tab. 16, fig. 1, tab. 50, fig. 24.

Cellulae 32  $\mu$  longae, 24  $\mu$  latae; leviter in seriebus circularibus punctatae.

*Cosm. portianum* Archer var. *orthostichum* n. var.

Incisura intus rotundata; semicellulae in seriebus verticalibus distincte punctatae; cell. 32  $\mu$  long., 24  $\mu$  lat.

Zerstreut; VI und X.

Tabula nostra fig. 11.

*Cosm. abbreviatum* Rac. Desm. Pol. tab. X, fig. 3.

Neben den Formen von typischer Grösse (15  $\mu$  lang, 17—22  $\mu$  breit) fanden sich noch kleinere, bloss 13  $\mu$  lange und breite Formen.

Selten; die kleinen Formen im März, die grösseren im März und Juni.

*Cosm. exiguum* Archer: Cooke Brit. Desm., tab. 43, fig. 4.

Ziemlich selten; III, VI und X.

— — var. *norimbergense* nob. = *C. norimbergense* Reinsch, Algenflora von Franken, tab. IX, fig. II l. c.

Etwas häufiger als die typische Form und mit ihr durch alle Zwischenformen verbunden.

Tabula nostra fig. 17.

*Cosm. punctulatum* Breb.

a) *forma typica* Klebs: Desmid. Ostpr., tab. III, fig. 50 und 57.

b) *forma rotundata* Klebs l. c., fig. 52, 56, 60.

Zerstreut das ganze Jahr.

*Cosm. insigne* nob. Berichte der Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. tab. VI, fig. 14.

Eine genaue Untersuchung sehr günstiger leerer Zellen haben eine starke Variabilität der beiden Horizontalreihen der grossen runden

1) Vergl. Hedwigia 1893 Heft 3.

2) Lagerheim macht in Nuova Notarisia 1891, pag. 442, wie ich nachträglich sah, eine ebenfalls dahinzielende Bemerkung.



Warzen gezeigt und ausserdem eine etwas complicirtere Beschaffenheit der Zellhaut in der Mitte der Halbzelle. Ich gebe desshalb eine emendirte Diagnose, in welcher diese Umstände, auch wenn sie nur bei günstigen Objecten zu sehen sind, berücksichtigt werden.

Cellulae 42—52  $\mu$  longae, 40—42  $\mu$  latae, ca. 28  $\mu$  crassae. Incisura profunda, intus paullum, extus magis ampliata. Semicellulae basi subreniformi, angulis inferioribus rotundatis, lateribus convexis perpendiculariter adscendentibus, angulis superioribus et apice late rotundatis. Membrana margine (e fronte visa) grosse punctata in media semicellula granulis depressis quincuncialiter dispositis et scrobiculis parvis intermixtis ornata, infra apicem singula vel binis curvatis seriebus horizontalibus verrucarum magnarum rotundarum ornata (series saepe imperfectae), cellulae e vertice visae late ellipticae, tumore destitutae; pyrenoides bini.

Tabula nostra fig. 20.

Ziemlich selten das ganze Jahr.

*Cosm. pachydermum* Lund. Desm. Suec., tab. II, fig. 15.

October; ziemlich selten.

*Cosm. regulare* n. sp.

Cellulae 40—42  $\mu$  longae, 35—36  $\mu$  latae, muco gelatinoso circulari obvolutae; semicellulae semicirculares, incisura profunda lineari; anguli inferiores valde rotundati, pyrenoides binis semicellula, membrana punctata vel sublevis. Cellulae e vertice visae ellipticae, non tumidae.

Discernitur a *Cosm. pseudonitidulo* Nordst. forma semicellularum non subtrapezoideâ sed circulari a *Cosm. pachydermo* f. minus Nordst. magnitudine minori, dorso non subtruncato, a *Cosm. circulari* Reinsch. et *Cosm. Raciborskiano* De Toni latitudine longitudinem non superanti aut aequanti, sed minori, a *Cosm. subpachydermo* nob. tumore nullo.

Tabula nostra fig. 16.

Das ganze Jahr zerstreut.

*Cosm. pseudonitidulum* Nordst. Bidrag till Kännedomen om Sydl. Norg.

Desm., pag. 16, fig. 4.

— — *var. levissima* nob.

Eadem figura, magnitudine etc., qua forma typica, sed levissima.

Ziemlich zerstreut; VI.

Tabula nostra fig. 15.

*Cosm. rectangulum* nob.

Cellulae parvae, rectangulae, 20  $\mu$  longae, 14  $\mu$  latae; semicellulae angulis rectis rotundatis, lateribus rectis paulum convexis, apicibus truncatis et paulo convexis, membrana leviter granulata; granulis in series verticales ordinatis; e vertice visae ellipticae, membrana saepe medio incrassata, tumore destituta; pyrenoide singulo in semicellula.

März, Juni und October zerstreut.

*Cosm. punctalato* Breb., *Cosmario striato* Boldt et *Cos. simplici* Gay simillime sed facile discernenda.

Tabula nostra fig. 23.

*Cosm. botrytis* (Bory) Menegh. Wolle, Desmide U. St., tab. 13, fig. 5, 7.  
Ziemlich selten das ganze Jahr.

— — *var. subtumidum* Wittr. Om Gotlands och Oelands Sötvattensalger tab. 4, fig. 12.

Forma major, 80  $\mu$  longa, 58–60  $\mu$  lata, subtilius granulata.  
Selten, VI.

*Cosm. ochthodes* Nordst. Desm. Arctoae pag. 17, tab. VI, fig. 3.  
III, VI und X zerstreut.

*Cosm. reniforme* (Ralfs) Archer. Wolle Desm. U. St. tab. 14, fig. 10–12.  
Das ganze Jahr zerstreut.

*Cosm. quadrum* Lund. Desm. Suec. tab. 2, fig. 11.  
Sehr selten, III und X.

— — *forma minor* Nordst. Bidrag till Känned. etc. pag. 11.  
Dimensionen bis 56  $\mu$  lang, 48  $\mu$  breit.

Das ganze Jahr etwas häufiger als der Typus.

*Cosm. subtholiforme var. Badense* nob.

Semicellulis subquadratis, basi reniformi, lateribus subconvexis, convergentibus, apicie late truncato; invisura lineari, extrorsum ampliata; membrana verrucis quincuncialiter ordinatis ornata; apice area elliptica levi; verrucis marginalibus magnis conicis acumine truncato rotundato, mediam semicellulam versus diminutis, ibique inter tres verruculas scrobiculo parvo sito; verrucula singula senis scobiculis circumdata. Semicellulis e vertice visis ellipticis, membrana medio valde incrassata, tumore destituto. Pyrenoidibus in semicellula binis.

Cellulae 60–72  $\mu$  longae, 50–60  $\mu$  latae.

Tabula nostra fig. 20.

Diese Art steht *Cosm. subtholiforme var. malinvernianum* Racib. Desm. novae tab. V fig. 40 in Zellform und Grösse sehr nahe; auch scheint dort die Zellmitte nach der Zeichnung Raciborski's eine ähnliche Beschaffenheit zu haben. Anderseits unterscheidet es sich wieder deutlich durch eine vollständigere Granulation und die an den Breitseiten der Scheitelansicht verdickte Zellhaut.

Da sich diese beiden Variationen vom Typus, *Cosm. subtholiforme* Rac., nicht unerheblich unterscheiden (die Gestalt der Zelle ist quadratisch, die Beschaffenheit der Zellmitte eine ausgezeichnete), so wäre es vielleicht angezeigt, die Raciborski'sche Form zu einer besonderen Species, *Cosm. malinvernianum*, zu erheben, und die unsrige als Varietät *Badense* anzufügen.

Das ganze Jahr über; zerstreut.

*Cosm. protuberans* Lund. Desm. Suec. pag. 37, tab. 3, fig. 17.

— — *var. minor n. var.*

Semicellulae basi recta, angulis inferioribus rotundatis, lateribus divergentibus angulis superioribus rotundatis, apice truncato sub-



convexo, membrana levi, pyrenoide singulo, supra isthmum papilla magna ornatae, 14  $\mu$  longae, 13  $\mu$  latae.

Tabula nostra fig. 22.

Zerstreut X.

*Cosm. insulare* (Wittr.) nob. = *Euastrum binale* var. *insulare* Wittr.

Om Gotlands och Oelands Sötvattensalger, pag. 49, tab. 4, fig. 7.

Species Pyrenoide singulo in Semicell., e vertice visa medio tumida.

Ich halte dafür, dass diese Art zu *Cosm.* gezogen werden muss, ebenso wie es Nordstedt mit dem naheverwandten, vielleicht zu obiger Alge als Variation gehörenden *Euastr. binale* var. *angustatum* Wittr. l. c. gethan hat.

Das ganze Jahr zerstreut.

*Cosm. subreinschii* nob.

Semicellulae parvae, fere quadratae, angulis inferioribus rectis, rotundatis, lateribus rectis, utrinque ter leviter undulatis (lobula infima minus distincta), angulis superioribus (saepe subtiliter) concavis itaque apice late truncato recto vel paullum concavo subproducto; membrana levissima, magna supra isthmum papilla ornata; singulo pyrenoide in semicella.

Dim.: 20  $\mu$  long.; 16  $\mu$  lat.

*Cosm. Reinschii* Archer proxima.

Tabula nostra fig. 24.

Zerstreut; X.

*Cosm. suborthogonum* Rac. Desm. novae tab. V, fig. 29.

Zerstreut; X.

*Cosm. truncatellum* (Perty) Rabh. Cooke, Brit. Desm. tab. 37, fig. 9.

Zerstreut; III.

*Cosm. Bockii* Wille Norges Freshw. pag. 28, tab. I, fig. 28.

Singulo pyrenoide in semicellula, papillis medianis valde variabilibus.

Vergl. auch die Varietäten: papillatum und bipapillatum bei Gntw. Flora Glonow etc., pag. 57, tab. II, fig. 17 und West Fr. W. algae of West Ireland, pag. 175, tab. 21, fig. 14.

De Toni hat, wie mir scheint, die Alge an einer unrichtigen Stelle in seinem Sylloge Algarum aufgeführt (unter der Subsection Calogastridium). Sämmtliche Exemplare zeigten 1 Pyrenoid in der Halbzelle; so auch bei Gutwinski l. c.

Das ganze Jahr selten.

*Cosm. subpunctulatum* Nordst. forma.

Cellulis margine concentrice granulatis; binis magnis granulis medio in magno tumore a minoribus concentrice ordinatis circumdatis, aut tumore tribus seriebus granulorum ornato, externis subconcavis, mediana serie recta et duobus majoribus granulis medianis ornata.

Zerstreut; III, VI, X.

Tabula nostra fig. 19.

**35. Gattung Arthrodesmus. Ehrenb.**

*Arthrodesmus bifidus* Breb. Liste; tab. I, fig. 9.

Zerstreut; III, VI, X.

**36. Gattung Euastrum. Ehrenb.**

*Euastrum elegans* Kützg. forma.

Dimens. 38—23.

Zerstreut; III, VI, X.

Tabula nostra fig. 26.

*Euastr. Richteri* n. sp.<sup>1)</sup>

Cellulae parvae, 18—19  $\mu$  longae, 14—15  $\mu$  latae, medio latissimae (incisura destitutae), apices versus subconvexe angustatae apices incisura ampla intus acuta ornati; contentus chlorophyllosus in semicellula e singulo chlorophore cum multis pyrenoidibus constitutus; cellulae e vertice visae anguste ellipticae, e latere visae ellipticae, incisura non profunda obtusangula.

Tabula nostra fig. 25.

Diese interessante Alge, die ich zuerst für ein Polyedrium hielt, rechne ich hier auf Anraten von Herrn P. Richter, dem ich sie zubedenne, zur Gattung Euastrum. Die Beschaffenheit des Chlorophors und der symmetrische Bau scheint diese Stellung zu rechtfertigen.

März 93; in einem Graben bei den Teichen zu Virnheim zerstreut.

**37. Gattung Micrasterias Menegh.**

*Micrasterias crux Melitensis*. Ralfs Brit. Desm., tab. IX, fig. 3.

Ziemlich selten; das ganze Jahr.

**38. Gattung Staurastrum.**

*Staur. cuspidatum*. Meyen. Breb, Ralfs Brit. Des., tab. XXI, fig. 1.

Ziemlich selten; III, VI, X.

*Staur. dejectum* Breb. forma; Schmidle l. c., tab. V, fig. 26, 27.

Das ganze Jahr ziemlich selten.

*Staur. muticum* var. *depressum* Boldt. Naeg. Einzel. Algen tab. VIII A, fig. 1.

28  $\mu$  lang, 26  $\mu$  breit.

Sehr selten; VI.

*St. papillosum* Kirch.-Boldt Sibir. Chloroph. tab. 5 fig. 23.

Ziemlich selten; III, VI, X.

*St. crenulatum* Naeg., Einz. Alg. tab. VIII, fig. h. l. m.

Das ganze Jahr selten, relativ am häufigsten im Juni.

*St. bicornis* var. *danicum*. Börgesen Bronholm's Desmidie Flora tab. 6, fig. 9, pag. 128.

Dim. 96  $\mu$  lat., 72  $\mu$  long.

Selten; III, VI und X.

*St. furcigerum* Breb., Kirchner: Pflanzenwelt des Süßwassers tab. III, fig. 70.

Sehr selten; III, VI.

1) Zu Ehren von Herrn P. Richter in Leipzig.



II. Ueber den Wechsel dieser Flora während des Jahres und über die Ursachen solcher Veränderungen.

Ueber die Artenzahl in den einzelnen aufgeführten Gattungen, die Cosmarien waren weitaus am meisten vertreten, ferner über ihr Vorkommen in den verschiedenen Jahreszeiten gibt folgende Tabelle am besten Auskunft. Die Ausrufungszeichen bei den einzelnen Zahlen bedeuten ein relativ häufiges oder mehr oder weniger zerstreutes Vorkommen der betreffenden aus dem Verzeichniss zu ersehenden Art, die Sterne jedoch geben an, dass die betreffende Species nur sehr selten sich vorfand, so dass ein Uebersehen zu einer andern Zeit nicht ausgeschlossen, wenn auch unwahrscheinlich ist.<sup>1)</sup> Da ich von vornherein beabsichtigte, mir ein Bild über die zeitliche Vertheilung der einzelligen Algen zu verschaffen, so achtete ich darauf, immer nur an denselben Stellen und mittelst derselben Methode zu sammeln (Abstreifen der Wasseroberfläche mit dem Netze und Ausdrücken der an der Oberfläche schwimmenden Pflanzen), um nicht schon durch das Absuchen verschiedener Localitäten und Anwendung anderer Sammlungsmethoden verschiedene Resultate zu erhalten.

Palmellaceen.

Gattung	Das ganze Jahr vor-kommt	Nur im Frühjahr	Frühjahr und Sommer	Nur im Sommer	Sommer und Herbst	Nur im Herbst	Herbst und Frühjahr	Artenzahl
Pediastrum	2	1*	—	—	—	—	—	3
Scenedesmus	—	—	—	—	2	1	—	3
Sorastrum	—	—	—	—	1*	—	—	1
Ophiocytium	—	—	—	—	—	1*	—	1
Rhaphidium	1!	—	—	—	—	—	—	1
Kirchneriella	—	—	—	—	1*	2*	—	3
Tetraedron	—	—	—	—	1	1*	—	2
Reinschiella	1*	—	—	—	—	—	—	1
Geminella	—	—	—	1*	—	—	—	1
Staurogenia	1!	—	—	—	—	—	—	1
Dictyosphar.	1	—	—	—	—	—	—	1
Oocystis	1	—	—	—	—	—	—	1
Urococcus	1!	—	—	—	—	—	—	1
Botryococcus	1	—	—	—	—	1	—	2
Dactylococcus	—	—	—	—	—	2	—	2
Tetracoccus	—	—	—	—	1	—	—	1
Radiofilum	1!	—	—	—	—	—	—	1
	10	1	—	1	6	8	—	26

1) Gezählt als besondere Arten sind hier auch die verschiedenen Varietäten und Formen.

Desmidiaceen.

Gattung	Das ganze Jahr	Nur im Frühjahr	Frühjahr und Sommer	Nur im Sommer	Sommer und Herbst	Nur im Herbst	Herbst und Frühjahr	Artzahl
Desmidium	1*	—	—	—	1	—	—	2
Hyalotheka	1!	—	—	—	—	1*	—	2
Spaerzosma	—	—	—	—	—	1*	—	1
Onychonema	1!	—	—	—	—	—	—	1
Cosmocladium	1!	—	—	—	—	—	—	1
Penium	—	—	—	1*	—	—	—	1
Cylindrocystis	—	—	—	—	—	1*	—	1
Pleurotoenium	1!	—	—	—	—	—	—	1
Docidium	—	—	—	—	1*	—	—	1
Closterium	1!	1*	—	—	—	1!	1*	4
Disphinctium	1*	—	—	—	—	—	—	1
Xanthidium	1	—	—	1*	—	—	—	2
Cosmarium	12! 2*	—	—	—	2*	1*	—	—
	20	4*	4	1	4	4	1*	38
Arthrodesmus	1*	—	—	—	—	—	—	1
Micrasterias	1*	—	—	—	—	—	—	1
Euastrum	1	1*	—	—	—	—	—	2
Staurostrum	4! 1*	—	—	—	—	—	—	—
	5	—	1*	1*	—	—	—	7
	36	6	5	4	6	8	2	67

Zu weit gehende Schlüsse darf man aus obiger Tabelle, die sich ja bloss auf eine einzige Vegetationsperiode erstreckt, nicht ziehen, doch scheint mir Folgendes beachtenswerth und sichergestellt.

Zunächst ist leicht ersichtlich, dass mit wenigen Ausnahmen all diejenigen wenigen Species, die nur zu einer einzigen Jahreszeit auftraten, fast immer auch nur in sehr geringer Individuenzahl beobachtet wurden. Eine gegentheilige Beobachtung wurde nur bei *Closterium Leibleinii* gemacht, das sich im Herbste in einem alten damals fast ausgetrockneten Teiche zerstreut vorfand, dessen Wasser weit mehr als das der übrigen mit organischer Substanz verunreinigt war. Umgekehrt treten dagegen diejenigen Species, die sich das ganze Jahr vorfanden, auch meistens in grösserer Individuenzahl auf. Ein periodisches Schwanken in der Individuenzahl, ein massenhaftes Auftreten bis wieder zum beinahe völligen Verschwinden, wie es *Lauterborn*<sup>1)</sup> für einige Organismen des Süsswassers beschreibt, konnte nicht beobachtet werden. Unverkennbar war freilich, dass sämmtliche Arten im Sommer in reicherer Individuenzahl auftraten als im Früh-

1) *Lauterborn*, Ueber Periodicität im Auftreten etc. einiger pelagischer Organismen des Rheines in den Verhandlungen des Naturh.-Med. Vereins zu Heidelberg 1893, Heft 1.



jahr und sich bis in den Herbst auf dieser Höhe erhielten. Hier nun beginnt, wie ich aus den Erfahrungen vom letzten Jahre, deren Resultate ich als zu unvollständig nicht in die Tabelle aufnahm, und auch aus solchen an andern Localitäten der Umgebung weiss, eine rasche Abnahme der Desmidiaceen sowohl der Art- als auch der Individuenzahl nach. Schon anfangs October begann eine solche Abnahme sich dieses Jahr zu zeigen, die sich Ende October schon fühlbarer gemacht hatte.

Umgekehrt dagegen verhielten sich im Herbste letztes Jahr die Palmellaceen; und auch aus der vorliegenden Tabelle dieses Jahres ist das deutlich zu ersehen. Im Frühjahre wurden im ganzen  $10 + 1 = 11$  Species wahrgenommen, im Sommer waren es im Ganzen  $10 + 1 + 6 = 17$ , von diesen 17 Species verschwand bloss 1, es kamen dagegen noch 8 neue im Herbste hinzu. Es scheint also, dass die Desmidiaceen anfangs Sommer das Maximum ihres Vorkommens erreichen, die Palmellaceen dagegen erst im Herbste.

Wenn nun weitere Beobachtungen dieses Resultat bestätigen und vielleicht noch für andere Localitäten als richtig erweisen sollten, so glaube ich nicht, dass man gezwungen ist, eine solche Periodicität als auf innere Ursachen der betreffenden Arten beruhend anzusehen. Ich glaube vielmehr, dass äussere Ursachen ein solches Auftreten bedingen. Als solche möchte ich vor Allem die Veränderungen bezeichnen, welche das Wasser in Bezug auf die in demselben gelösten Stoffe erleidet.<sup>1)</sup> Dass solche Veränderungen grossen Einfluss auf die einzellige Thier- und Pflanzenwelt ausüben, scheint selbstverständlich, wenn man bedenkt, dass solche Stoffe die wichtigsten Nahrungsmittel der einzelligen Organismen darstellen; und es ist desshalb, wie ich in meiner oben pag. 1 citirten Schrift darzulegen versuchte, auch die ganze niedere Süsswasserflora eines Gebietes vom Fehlen oder Vorhandensein solcher gelöster Stoffe abhängig.<sup>2)</sup> Speciell für die oben angeführten Beobachtungen gelang es mir, durch correspondirende Wasseruntersuchungen

---

1) Dass die durch den Wechsel der Jahreszeiten bedingten Temperatur- und Lichtschwankungen hier nicht so sehr in Betracht kommen, führt Lauterborn l. c. aus. Vergl. jedoch über die Einwirkung des Lichtes die kürzlich von Klebs im Biolog. Centralblatt Bd. XIII veröffentlichte Arbeit.

2) Die Art dieses Einflusses speziell auf die geschlechtliche Fortpflanzung hat Klebs zuerst in seiner interessanten Arbeit über das Wassernetz (Flora 1891) experimentell nachgewiesen und kurze Zeit darauf ist Klein (Berichte der Naturf.-

vorwiegend über die Menge der gelösten organischen Substanz nachzuweisen, dass mit einer raschen Zunahme derselben die Desmidiaceenflora abzusterben begann. Im Herbst, wo die Phanerogamenflora verwest, erleidet desshalb auch die Desmidiaceenflora bedeutende Einbusse; an anderen Orten der Umgebung verschwindet sie ganz. Viel widerstandsfähiger erwiesen sich in dieser Hinsicht ein Theil der Palmellaceen; man kann sie noch an Stellen finden, wenn Desmidiaceen schon längst verschwunden sind, und noch zahlreich in Teichen mit beinahe übelriechendem Wasser, wo man nur selten eine Desmidiacee antrifft. Was nun den grösseren Artenreichthum dieser Pflanzenfamilie im Herbst und gegen den Winter zu anbelangt, so scheint dieses wieder auf die Thatsache hinzudeuten, welche, wenn auch noch nirgends sicher bewiesen, doch wohl den meisten Algologen wahrscheinlich erscheint, dass nämlich eine Reihe von Palmellaceenspecies Entwicklungsformen anderer Arten darstellen. Man ist nur genöthigt, anzunehmen, dass eben diese neu hinzutretenden Arten des Herbstes solchen Algenspecies angehören, die eben der geänderten Umstände halber in der typischen Form nicht mehr vegetiren können.

Ebenso scheint mir auch das periodisch massenhafte Auftreten gewisser mikroskopischer Organismen, wie es Lauterborn<sup>1)</sup> und andere Forscher<sup>2)</sup> beobachteten, vorzüglich von Schwankungen im Konzentrationsgrade gewisser gelöster Stoffe abhängig zu sein. Denn auch diese Schwankungen verlaufen, wie es scheint, in unserem Klima periodisch, da sie wohl vorzüglich durch die phanerogame Pflanzenwelt und durch atmosphärische Einflüsse, die ja im grossen und ganzen periodisch mit den Jahreszeiten wechseln, hervorgerufen werden. Ich möchte hier nur auf den Wechsel in den Lösungsverhältnissen der organischen Substanz näher eingehen, wie er mir im Allgemeinen vorzugehen scheint, und wie ich ihn gegenwärtig im Verein mit Herrn Dr. chem. Hütlin nachzuweisen suche. Das Gesagte bezieht sich dabei vorzugsweise auf Wassermengen, die im Verlaufe des Jahres keine zu grossen quantitative Veränderungen erleiden, so dass schon durch

---

Gesellschaft zu Freiburg i. B. Band V, Heft 1) durch Beobachtungen im Freien zu demselben Resultate gelangt. — Zu dem Folgenden vergleiche auch die in derselben Schrift (Kap. 19 und 20) niedergelegten Beobachtungen Klein's über den zeitlichen Wechsel der Algenflora ein- und desselben Standortes.

1) Lauterborn l. c.

2) Apstein, Quantitative Planktonstudien im Süsswasser. Asper und Heuscher, Zur Naturgeschichte der Alpseen. Die vollständige Litteratur bei Lauterborn l. c. pag. 21 und 22.



Verdunstung oder zu grosse Wasserzufuhr der Concentrationsgrad bedeutend verändert wird, also auf Becken mit sehr grossen Wassermengen oder auch auf kleinere, bei denen das verdunstete Wasser fortwährend aus der Umgebung ersetzt wird, ohne zu starken Abfluss. Dabei ist ausserdem eine wohlentwickelte Phanerogamenflora vorausgesetzt, da mir diese in solchen Teichen vorzüglich der Produzent der organischen Substanz und die Ursache der Schwankungen der gelösten Mengen anderer Substanzen zu sein scheint. Solcher Art sind aber vor allem die Wasserbecken, an welchen die genannten Forscher ihre Beobachtungen angestellt haben.

Ein Maximum an gelöster organischer Substanz tritt bei solchen Tümpeln immer Ende Herbst und Anfangs Winter ein, wo fast die gesammte Phanerogamenflora der Verwesung anheimfällt. Die Gewässer sind da reich an verwesenden Bestandtheilen, und häufig hat das Wasser eine solche Menge der dabei auftretenden Gase resorbirt, dass dieses schon durch den Geruch bemerkbar wird. Während des Winters erfolgt nun wesentlich eine Klärung; die faulenden Bestandtheile werden durch die zahlreich auftretenden Fäulnissbakterien vernichtet, ein Theil sinkt zu Boden, die resorbirten Gase entweichen; ein Theil der organischen Substanz wird reducirt, jedoch so, dass im Frühjahr die Menge immer noch eine relativ grosse ist. Durch die nun erwachende und rasch heranwachsende Vegetation, der zum Theil die gelöste Substanz als Nahrung dient, tritt nun eine noch weitere Abnahme ein, vorzüglich infolge der oxydirenden Wirkung des durch den pflanzlichen Stoffwechsel erzeugten Sauerstoffs. Es dürfte so gegen Anfang des Sommers ein Minimum an gelöster organischer Substanz eintreten. Denn durch das nun wieder erfolgende Absterben theils ganzer verblühter Pflanzen, theils einzelner Pflanzentheile erfolgt wieder eine neue Produktion organischer Substanz, welcher freilich im Anfange durch die geschilderte Wirkung der lebendigen Vegetation das Gleichgewicht gehalten zu werden scheint. Doch muss auf diese Weise mit dem fortwährend weiteren Absterben der Flora auch eine fortwährende Steigerung an Gehalt organischer Substanz eintreten, bis endlich das oben geschilderte Maximum wieder erreicht wird.

Dieser, ich möchte sagen, typische Verlauf, erleidet nun durch den Charakter des Jahrganges kleinere Schwankungen, oft eine Verzögerung, oft eine Beschleunigung; bei heftigem, lange andauerndem Regen tritt z. B. immer eine Verdünnung der Lösung ein, bei trockenem, heissem Sommer, bei rascherer Verwesung eine rasche Zunahme. Bei kleineren Tümpeln ohne genügenden Wasserzufluss, wo durch die starke

Verdunstung in heissen Sommern, verbunden mit einer rascheren Verwesung, die Lösung rascher concentrirt wird, tritt schon im Sommer ein Maximum auf, welches dann oft Ende Sommer wieder schwindet, um im Herbst wieder zu erscheinen. Ferner sind naturgemäss in jedem speciellen Falle die localen Einflüsse, z. B. die der Landwirthschaft, wohl zu berücksichtigen. In den kleinen Wiesenteichen des Schwarzwaldes ist nach jeder Grasernte häufig eine Zunahme der organischen Substanz zu bemerken, die durch das in den Teich durch Unachtsamkeit, Windstösse etc. gelangte Gras bewirkt wird. Doch sind durchschnittlich auch diese Ursachen jährlich wiederkehrend, so dass auch die dadurch bewirkten Veränderungen periodische werden, worauf es hier vor allem ankommt.

### Figurenerklärung.

Sämmtliche Figuren, mit Ausnahme von Fig. 9, sind mit dem Abbé'schen Zeichenapparate bei einer Vergrösserung von Zeiss DD Occular 5 gezeichnet; Vergrösserung ca. 630; Fig. 9 mit Zeiss DD Occular 2, Vergr. ca. 500.

- Fig. 1. *Oedogonium spirogranulatum* n. sp.
- Fig. 2. *Kirchneriella obesa* (West) nob.; var. *contorta* n. var.
- Fig. 3.       "       "       "       "
- Fig. 4. *Radiofilum conjunctivum* n. sp.; Färbung mit Hämatoxylin.
- Fig. 5.       "       "
- Fig. 6. *Onychonema filiforme* Roy. et Biss. var. *ornata* n. var.
- Fig. 7. *Cosmarium moniliforme*; forma *subviride* n. form.
- Fig. 8. *Cosmocladium subramosum* n. sp.
- Fig. 9. *Cylindrocystis diplospora* Ld. forma *intermedia* n. f.
- Fig. 10. *Xanthidium antilopaeum* var. *oligocanthum* n. var.
- Fig. 11. *Cosmarium portianum* var. *orthostichum* n. var.
- Fig. 12.       "       *granatoides* n. sp.
- Fig. 13.       "       *subtumidum* Nordst.
- Fig. 14.       "       "       forma *rotundata* n. f.
- Fig. 15.       "       *pseudonitidulum* Nordst. var. *levissima* n. var.
- Fig. 16.       "       *regulare* n. sp.
- Fig. 17.       "       *exiguum* var. *norimbergense* (Reinsch) nob.
- Fig. 18.       "       *Meneghinii* var. *concinnum* Rabh. forma.
- Fig. 19.       "       *subpunctulatum* Nordst. forma.
- Fig. 20.       "       *insigne* n. sp.
- Fig. 21.       "       *Malinvernianum* (Rac.) nob. var. *Badense* n. var.
- Fig. 22.       "       *protuberans* Lund. var. *minor* n. var.
- Fig. 23.       "       *rectangulum* n. sp.
- Fig. 24.       "       *subreinschii* n. sp.
- Fig. 25. *Euastrum Richteri* n. sp.
- Fig. 26.       "       *elegans* Kützg. forma.



## Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Polysaccum*.

Von  
**Dr. E. Bruns.**

Hierzu Tafel VIII.

Die zu den Gasteromyceten gehörende Gattung *Polysaccum* umfasst nach Saccardo <sup>1)</sup> 15 Arten, von denen Winter in Rabenhorst's Kryptogamenflora 5 als für Deutschland einheimisch anführt. Während letzterer den Pilz zu den Sclerodermeen stellt, ist er nach de Bary <sup>2)</sup> den Lycoperdineen anzureihen.

Was das Vorkommen der *Polysaccum*-Arten anlangt, so finden sie sich fast alle in sandigem Boden, und speciell der bei Erlangen vorkommende *P. crassipes* wächst meistens in einem so sterilen Sande, dass man sich unwillkürlich fragt, wo ein so grosser Pilz nur die nöthige Nahrung finden mag, zumal er gerade in der heissesten Zeit des Sommers auftritt.

Der einzige, der *Polysaccum* einer etwas eingehenderen Untersuchung gewürdigt hat, ist Tulasne. <sup>3)</sup>

Ich kann nun die Beobachtungen desselben nur bestätigen, da diese aber nur einige anatomische Details des reifen Fruchtkörpers betreffen, über die Anatomie der übrigen Theile des Pilzes aber, wie über seine Entwicklung und seine Lebensweise so gut wie nichts bekannt ist, so dürfte ein etwas genaueres Eingehen auf dieselben wohl berechtigt sein, zumal der Pilz des Eigenthümlichen und Unaufgeklärten genügend bietet.

Die Untersuchung wurde angestellt an *Polysaccum crassipes*, und beziehen sich alle folgenden Angaben auf diese Art.

Die Gestalt des Pilzes ist eine so wechselnde, dass es schwer ist, sie mit wenigen Worten wiederzugeben.

---

1) Saccardo, Sylloge Fungorum VII.

2) de Bary, Morphol. u. Biologie der Pilze.

3. Tulasne, Sur les genres *Polysaccum* et *Geaster*. Ann. sc. nat, 2 Sér. Tom. XVIII.

Dennoch kann man an jedem ausgewachsenen Exemplar drei Theile unterscheiden: den fertilen kopfartigen Theil, den Strunk und den Wurzeltheil.

Der erstere ist der gewöhnlich allein über den Erdboden hervorragende Theil, und selten tritt auch vom Stiel etwas zu Tage. Dieser Kopf oder der eigentliche Fruchtkörper ist von ungefähr kugeliger Gestalt und zeigt beim Hervorbrechen aus dem Erdreich, was im Monat Juli bis August stattfindet, eine gelbe Farbe, die aber sehr bald in eine reine braune übergeht. Der Kopf allein erreicht eine Breite von 10—12 cm und eine Höhe von ungefähr 6 cm.

Die äussere Haut des Fruchtkörpers ist anfangs ziemlich glatt und eben, bricht aber schon früh unregelmässig auf, wodurch der aus einer ungemessenen Menge von Sporen bestehende und stark staubende Inhalt frei gelegt wird. So ist gewöhnlich jeder aufgebrochene Pilz von einem braunen Hof von Sporen umgeben, und jeder Windzug führt sie zahlreich fort.

Nach unten zu verengt sich der Kopf in der Regel und geht in den Strunk über, der, wie schon erwähnt, zum grössten Theil im Boden stecken bleibt. Wie überhaupt der Pilz, so ist namentlich der Strunk von sehr wechselnder Grösse und Ausbildung. Während er in Fig. 3 überhaupt nicht vorhanden, mass ich einen anderen von 14 cm Länge und 5 cm Durchmesser.

Er stellt einen soliden, frisch ziemlich weichen, doch dabei zähen, in älterem Zustande harten Körper von anfangs gelber, aber ebenfalls bald braun werdender Farbe und ziemlich cylindrischer Gestalt dar.

Gräbt man den Pilz vorsichtig tief genug aus und entfernt behutsam die anhängende Erdmasse, was am besten durch Abspülen mit Wasser geschieht, so erkennt man, wie der Strunk am unteren Ende sich auflöst in ein wirres Geflecht wurzelähnlicher Stränge, welche unregelmässig gekrümmt, mit Buckeln und Aushöhlungen versehen und fest mit Steinen und Sandpartikelchen verwachsen sind. Namentlich fällt uns aber schon jetzt auf, dass, wie auch auf den Abbildungen Fig. 1—4 Tafel VIII ersichtlich, zahlreiche echte Wurzeln sich in dem „Wurzeltheil“ genannten Geflecht befinden. Die äussersten Ausläufer sind dünne Stränge und einzelne Hyphen, die durch ihre gelbe Farbe sich leicht verrathen, doch gelingt es nicht, den Pilz ganz unversehrt herauszuheben, da die äussersten Ausläufer von sehr zarter Beschaffenheit sind. Immerhin ist der so erhaltene Wurzeltheil von so auffallender Grösse und Mächtigkeit, dass man sich wundern muss, ihn in der Litteratur bei Beschreibung des Pilzes so sehr ver-



nachlässigt zu sehen. Namentlich in jüngeren Stadien erreicht der Wurzeltheil oft die Grösse des ganzen übrigen Pilzes.

### Anatomie.

Gehen wir nun zur Anatomie zunächst des Kopfes über, so können wir uns hier etwas kürzer fassen, da dieselbe, wie oben erwähnt, von Tulasne schon beschrieben ist.

Der Fruchtkörper besteht im Innern, wie der Name Polysaccum schon sagt, aus einer grossen Anzahl Kammern. Die zu äusserst liegenden bleiben steril, erscheinen zusammengedrückt und bilden mit den dazwischen liegenden Hyphen die Peridie (Fig. 3). Von letzterer war schon anfangs bemerkt, dass ihre ursprünglich gelbe Farbe bald in eine braune übergeht, und dass sie sehr zerbrechlich und vergänglich ist. Man findet in der That fast nur schon aufgebrochene Pilze. Unterhalb der Peridie liegen die einzelnen Kammern, die von aussen nach innen an Grösse zunehmen (Fig. 3.) Im mittleren Theile des Kopfes erreichen sie fast Erbsengrösse. Ihre Form ist durch den gegenseitigen Druck etwas kantig und unregelmässig. Jede einzelne Kammer ist umgeben von einer Hyphenwand, von der aus Fäden sich in das Innere abzweigen, sich verschiedentlich verästeln, sich zum Schluss noch einmal gabeln und an den etwas angeschwollenen Gabelästen meist 4 kurzgestielte Sporen bilden. Letztere sind etwa 8  $\mu$  gross, braun und mit kleinen warzenförmigen Erhebungen besetzt.

Im Innern der Sporen erkennt man gewöhnlich ein bis zwei auch drei Vacuolen, während es mir nicht gelingen wollte, einen Kern nachzuweisen.

Ausser den Sporen ist in den Kammern nichts als Reste vertrockneter Hyphen zu finden; ein Capillitium wird nicht ausgebildet. Obwohl die einzelnen Kammern isoliert sind bei der Reife, sind sie doch nicht etwa von der Festigkeit der Peridiolen der Nidularieen.

Die die Kammer trennenden Tramaplatten bestehen aus eng zusammengepressten dünnen farblosen oder schwach gelblichen Hyphen, die wenig oder gar keinen Inhalt erkennen lassen.

Vom Fruchtkörper unterscheidet sich nun der Strunk in vielen Punkten. Er ist von gleichmässig dichter fast lederartiger Beschaffenheit. Bei mikroskopischer Betrachtung finden wir aber, dass er sich zusammensetzt aus drei ganz verschiedenen Hyphenarten. Während er umgeben ist von ziemlich dünnen gelblichen, zahlreich verzweigten Pilzfäden mit häufigen Schnallenbildungen, kurz allen Kennzeichen normaler Hyphen, besteht die Hauptmasse des Strunkes aus ganz

eigenthümlichen Pilzfäden. Es sind offenbar ähnliche Hyphen, wie sie van Bambeke<sup>1)</sup> bei *Phallus impudicus* beschreibt. Sie stellen bei *Polysaccum* eher weite Schläuche als Hyphen dar, Schläuche von bis 30  $\mu$  Weite und mehr, so dass ihre lichte Weite oft das 5—6 fache gewöhnlicher Hyphen beträgt.

Sie sind farblos, scheinen oft gar keinen Inhalt zu enthalten, zuweilen führen sie eine feinkörnige protoplasmaähnliche Masse, zuweilen aber sind sie auch ganz angefüllt von einer rein braunen Substanz. Meistens führen sie einzelne oder mehrere zellkernähnliche Körper, die ebenfalls dann wieder leuchtend braun sind und keinen Farbstoff annehmen. Nicht selten haben diese Körner auch regelrechte Würfelform, ohne jedoch auf irgend eine Säure oder sonstwie zu reagieren.

Diese „Hyphes claviformes“, wie van Bambeke sie bei *Phallus* nennt, schwellen oft eigentümlich keulenförmig an, vor allem aber zeichnen sie sich durch die eigentümliche Art ihrer Verzweigung aus. Fig. 9 a—h stellt einige dieser Hyphen dar; in Fig. 9 a u. b läuft der Schlauch einfach am Ende in eine normale Hyphe aus, in 9 d u. e sehen wir dagegen förmliche kleine Taschen, aus denen eine neue Hyphe, hier Keulenhyphe, entspringt. Durch alle nur denkbaren Combinationen entstehen nun die abenteuerlichsten Gestalten, die alle in einem wirren Durcheinander liegen.

Damit aber noch nicht genug, finden wir unter den Keulenhypen noch eine dritte Form, die in Fig. 11 wiedergegeben ist. Es sind dies ganz braune Hyphen, die gar kein Lumen mehr erkennen lassen; sie sind meist wurmförmig hin- und hergebogen und in Bezug auf ihre Stärke halten sie etwa die Mitte zwischen den gewöhnlichen und den Keulenhypen. Einzelne Masse anzugeben, hätte keinen Zweck, da sie alle drei in ihren Verhältnissen ausserordentlich schwanken. Die braunen obliterierten Hyphen legen sich übrigens mit ihren Enden in ähnlicher Weise an einander wie die Keulenhypen (Fig. 11 b). Schnallenbildung und Querswände finden sich nur bei den normalen Pilzfäden. Es ist anzunehmen, dass die Keulenhypen den anderen beiden Formen den Ursprung geben.

Das untere Ende des Strunkes geht nun, wie schon erwähnt und wie aus Fig. 4 ersichtlich, ohne scharfe Grenze über in den mit „Wurzeltheil“ bezeichneten Abschnitt. Er ist voll von kleinen Steinen und Sandpartikelchen wie durchzogen von Wurzeln, und alle

---

1) van Bambeke, *Recherches sur la Morphologie du Phallus impudicus*.



fremden Theile werden von den feineren Ausläufern des Pilzes umklammert und festgehalten. Zerzupft man einen dünnen Strang, so erkennt man sofort neben dünnen gelben Hyphen die keulenförmigen des Strunkes wieder. Sie sind hier aber meistens farblos und enthalten nur zuweilen Klumpen der bräunlichen feinkörnigen Masse, von denen sie im Strunk oft ganz erfüllt sind. Die dünnen Hyphen des Wurzeltheils unterscheiden sich in nichts von denen des Strunkes, höchstens sind sie etwas stärker gelb gefärbt. Die von dem Wurzeltheil ausgehenden Hyphenstränge besitzen im Innern ein aus eng aneinander liegenden Keulenhypen gebildetes Centrum, das so fest ist, dass man Querschnitte davon anfertigen kann. Um diese centrale Partie befindet sich ein loses und wirres Geflecht von dünnen Fäden die nach allen Seiten auseinander gehen.

### Entwicklung des Pilzes.

Wenn ich nun zu dem entwicklungsgeschichtlichen Theil übergehe, so muss ich leider vorausschicken, dass ich nicht in der Lage bin, eine lückenlose Beschreibung der Entstehung des Pilzes zu geben. Wie bei den meisten Gasteromyceten, so stellte sich auch hier wieder heraus, dass die Sporen nicht keimen. Trotz sehr zahlreich angestellter Keimungsversuche und trotz aller erdenklicher Variationen habe ich nur zwei oder dreimal keimende Sporen mit Sicherheit beobachtet.

Wie aus Fig. 8 ersichtlich, bilden die keimenden Sporen einen einfachen Keimschlauch, der sich in dem einen Falle bald wieder verzweigte. Ausser ziemlich häufigen Querwänden bemerken wir zahlreiche Vacuolen.

Beide Fäden stellten übrigens bald ihr Wachstum ein, wahrscheinlich infolge von Ueberhandnahme von Bakterien, die namentlich deshalb schwer zu beseitigen sind, weil die Sporen selbst nicht rein sind.

Fast jede Spore lässt bei Anwendung eines gelinden Druckes, wozu das Gewicht des Deckgläschens oft schon hinreicht, den Inhalt als ein farbloses helles Bläschen heraustreten. Oft treten auch zwei bis drei solcher Bläschen aus einer Spore heraus.

Da auf dem Wege der Keimung nichts zu erreichen war, so musste ich versuchen, junge Entwicklungsstadien im Freien zu finden, wobei man allerdings wieder mit der Schwierigkeit zu kämpfen hat, dass der Pilz immer nur einzeln auftritt, und dass er seine ganze Entwicklung bis zur Reife unter der Erdoberfläche zurücklegt. Ein zufällig gefundenes recht junges Exemplar hatte Herr Professor Reess die Güte, mir zur Verfügung zu stellen.

Der Kopf desselben mass im Durchmesser 2 cm, ein Strunk ist fast gar nicht vorhanden, während der Wurzeltheil leider fehlte.

Nur wenig älter ist der in Fig. 1 wiedergegebene Pilz, während die weiteren Stadien der äusseren Entwicklung durch Fig. 2—4 wiedergegeben sind. Man erkennt sehr deutlich, wie überall Wurzeln vom Pilz erfasst und umwachsen sind.

Sodann aber zeigten die Figuren, wie der Strunk erst in letzter Linie gebildet wird. Wir haben also auch hier ein nachträgliches Strecken des sonst schon fast reifen Pilzes. Auch das erwähnte jüngste erst 2 cm grosse Exemplar zeigte übrigens im Innern schon im Wesentlichen ganz den Bau eines reifen Individuums. Um die Bildung und Anlagen der Kammern zu verstehen, braucht man übrigens nur an einem reifen Exemplare ihre Entstehung von unten nach oben zu verfolgen. Man findet alsdann zu unterst ein wirres Geflecht einfacher Hyphen, weiter oberhalb aber mehren sich die ersten Anzeichen der späteren Kammern, bemerkbar durch ein Anschwellen und Dunklerwerden der Pilzfäden, so dass man in dem sonst gleichmässigen Gewebe einzelne dunklere Parteen, jedoch ohne scharfe Abgrenzung, findet. Noch weiter oberhalb sehen wir die einzelnen späteren Kammern begrenzt durch sich eng aneinanderlegende Hyphen, die die Tramaplatten liefern. Im Innern der so angedeuteten Kammern bemerken wir zahlreiche keulenförmig angeschwollene Hyphenenden. Die jetzt noch breiten Tramaplatten werden nun weiter durch den Druck der sich dehnenden Kammern zusammengepresst und erleiden schliesslich mit dem gleichzeitigen Reifen der die Sporen führenden Kammern eine Längsspaltung, die in Fig. 5 rechts oben soeben eingeleitet wird.

Das Strecken des Strunkes dürfte wohl ein ziemlich langsames sein, es hält offenbar mit dem nach abwärts vor sich gehenden Reifen der Kammern gleichen Schritt, so dass auf diese Weise immer die die reifen Sporen enthaltende Schicht an die Erdoberfläche gehoben wird. Würde der Strunk sich nicht strecken, so würden die unteren Schichten gar nicht zu Tage treten. Es erklärt sich auf diese Weise auch die sehr verschiedene Länge des Strunkes der einzelnen Exemplare nach dem höhern oder tieferen Standort des Pilzes unter der Erdoberfläche.

### Lebensweise des Pilzes.

Schon oben hatte ich gelegentlich erwähnt, dass im Wurzeltheil des Pilzes, ja oft auch im Strunk, sich immer Wurzeln befinden und



zwar neben gelegentlich anderen, stets solche von der Kiefer, wie schon ein oberflächlicher Blick erkennen lässt.

Diese Wurzeln sind nun oft so massenhaft mit dem Pilz verflochten, dass die Frage nahe liegt, ob hier ein zufälliges Verflechten der Wurzeln mit dem Pilz oder aber ein innerer Zusammenhang der beiden statthat. Wahrscheinlich wird das Letztere dadurch, dass ich niemals einen Polysaccum ohne Pinuswurzeln gefunden habe, trotzdem ich sehr viele ausgegraben habe, dass der Pilz bei Erlangen wenigstens nur in lichten Kieferwäldern vorkommt, und dass endlich ein mir von Herrn Lehrer Krieger gütigst aus Königstein a. Elbe zugesandtes Exemplar von *P. pisocarpium* ebenfalls mit Pinuswurzeln durchsetzt war.

Nun kommt noch hinzu, dass diese Kiefernwurzeln immer eine Eigenthümlichkeit zeigen, die schon von Rees<sup>1)</sup> bei den mit Hirschtrüffeln zusammenhängenden Kiefernwurzeln beschrieben ist. Dieselben sind nämlich sehr oft dicht besetzt mit zahlreichen nach allen Richtungen abstehenden gabelig verzweigten Saugwurzeln, so dass sie ein korallenartiges büscheliges Aussehen gewinnen, ähnlich dem von Frank<sup>2)</sup> für die Cupuliferen-Mykorrhizen angegebenen. Schon eine flüchtige mikroskopische Betrachtung bestätigt nun unsere Vermutung. Fast alle Saugwurzeln zeigen eine regelrechte Pilzscheide ganz ebenso wie Frank sie für die Cupuliferen u. a. nachgewiesen. Es bedurfte aber erst sehr eingehender und genauer Untersuchung, bis ich die Gewissheit hatte, dass diese Pilzscheiden an den mit dem Polysaccum verwachsenen Kiefernwurzeln thatsächlich von dem Pilze herrührten. Beim Entfernen der kleinen von den Hyphen ausserordentlich fest gehaltenen Steinchen nimmt man meistens auch den grössten Theil des Hyphengeflechtes, ja oft auch die ganzen Pilzscheiden, wenigstens bei etwas älteren Saugwurzeln, mit fort. Es gelang mir aber schliesslich den Zusammenhang der die Mykorrhiza bildenden und der von Polysaccum ausgehenden Hyphen sicher festzustellen. Auf dem in Fig. 12 wiedergegebenen Längsschnitte einer aus dem Königsteiner Exemplar genommenen Wurzel waren in der Mykorrhiza zum Ueberfluss auch noch mehrere der für Polysaccum so charakteristischen keulenförmigen Hyphen erkennbar, während die rechts oben von der Pilzscheide abgehenden Hyphen einen Zweifel an der Zugehörigkeit zum Polysaccum nicht mehr zulassen. Diese Mykorrhizen beschränken

1) Reess und Fisch, Untersuchungen über Bau- und Lebensgeschichte der Hirschtrüffel. Bibliotheca botanica Heft 7.<sup>3</sup>

2) Frank, Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung etc. Ber. d. D. B. G. III.

sich übrigens nicht immer bloss auf die Wurzelspitzen, sondern sie zeigen sich oft auch noch an schon älteren und verhältnissmässig stärkeren Wurzeln. Auch ist die Scheide oft von einer enormen Mächtigkeit im Verhältniss zur Wurzel. Die Farbe der Mykorrhiza ist meist schwach gelb, wie auch die Hyphen gewöhnlich mehr oder weniger gelb sind, jedoch auch zuweilen fast farblos auslaufen.

Die Wurzelspitze zeigt sich nun ganz in Uebereinstimmung mit Frank's Angaben im Innern frei von Hyphen. Letztere dringen vielmehr wie bei den Cupuliferen-Mykorrhizen erst eine Strecke oberhalb der Spitze in die äussersten Epidermiszellen ein. Sie durchsetzen hier die Zellen quer und verzweigen sich selbst in denselben.

Zuweilen fand ich Zellen, die ganz angefüllt waren von Hyphen, die alle senkrecht vom Schnitt getroffen waren. Je weiter man sich nun von der Wurzelspitze entfernt, um so zahlreicher werden die Hyphen in den äusseren Zellen.

Es tritt nun, wie auch Reess<sup>1)</sup> für die von Elaphomyces ergriffenen Kieferwurzeln anführt, offenbar ein Kampf zwischen Wurzel und Pilz ein, indem erstere durch Abstossen der von Pilzhypen durchsetzten Schichten und oft mehrfach wiederholter Bildung secundärer Korkschichten den Eindringling sich fern zu halten sucht.

Durchaus nicht immer aber gelingt dies der Wurzel. Zuweilen traf ich Wurzeln, deren ganzer innerer Holzkörper von einer dichten Pilzscheide umgeben war, gleich wie vorher die Wurzel von aussen. Dann aber lässt sich der Pilz nicht mehr zurückhalten; intercellular, die Zellen oft weit auseinanderdrängend durchsetzt er nun das ganze Innere der Wurzel. Hier umspinnt er nun die Hohlräume und selbst die Gefässe vollständig und bildet gleichsam eine Innenscheide der Zellen. In anderen Fällen allerdings schien es, als ob die Wurzel Siegerin werden würde.

Wenn Frank nun der Mykorrhiza die Function einer Anne in Bezug auf den Baum zuschreibt, so dürfte dies für die von Polysaccum befallenen Kiefern wohl nicht der Fall sein. Denn abgesehen davon, ob der Pilz in das Innere der Wurzel einzudringen vermag oder nicht, findet man neben bescheideten Kiefernwurzeln immer auch zahlreiche ohne Scheide, allerdings soweit sie im Bereich der Polysaccumhyphen sind, mit Pilzfäden mindestens in der Korkschicht. Der Baum ist also sicher in der Lage, auch ohne Pilz die nöthigen Nährstoffe aufzunehmen. Andererseits ist dem Baum nichts von einer Krankheit

---

1) Reess l. c. p. 21.



anzusehen, was aber auch kaum anzunehmen, da nur ein kleiner Theil seiner Wurzeln von Polysaccum ergriffen wird.

Es ist nun möglich, dass der ausgewachsene Pilz einen mehr oder minder grossen Grad der Selbständigkeit erlangt, da ich in alten Exemplaren fast nur abgestorbene Wurzeln fand, doch scheint mir, dass er in seiner Jugend der Kiefernwurzeln bedarf.

Uebrigens sagt Tulasne<sup>1)</sup> von Polysaccum tinctorium, der auf den Canarischen Inseln sich findet: „Cette nouvelle espèce croît parasite sur les racines d'un Ciste.“

Wie weit nun der Parasitismus unter den Polysaccum-Arten und event. auch unter den Gasteromyceten verbreitet ist, müssen eingehende Untersuchungen der einzelnen Gattungen zeigen.

Erlangen, Botanisches Institut.

### Erklärung der Figuren.

- Fig. 1. Junges Exemplar von Polys. crassipes,  $\frac{1}{2}$  der natürl. Grösse. Photogr.  
 Fig. 2. Nächstes Entwicklungsstadium. Der Wurzeltheil hat sich hier gespalten.  $\frac{1}{2}$  der natürl. Grösse.  
 Fig. 3. Exemplar mit durchschnittenem Fruchtkörper von ungefähr gleichem Alter wie Fig. 2.  $\frac{1}{2}$  der natürl. Grösse.  
 Fig. 4. Reifer mittelgrosser Polysaccum.  $\frac{1}{2}$  der natürl. Grösse. Photogr.  
 Fig. 5. Schnitt durch fast reife Kammern kurz vor der Spaltung der Trama-platten. Mikrophotogr.  
 Fig. 6 a. Einige Hyphen aus einer noch nicht reifen Kammer mit beginnender Sporenbildung. b. Eine reife Sporen tragende Hyphe. 510/1.  
 Fig. 7. Hyphen aus einer Tramaplatte. 510/1.  
 Fig. 8. Zwei keimende Sporen. 510/1.  
 Fig. 9. Einige Keulenhypen aus dem Strunk. 510/1.  
 Fig. 10. Mit körnigem Inhalt erfüllte Keulenhypen aus dem Strunk. 510/1.  
 Fig. 11. Obliterirte Hyphen. 510/1.  
 Fig. 12. Längsschnitt durch eine von Polysaccumhyphen umscheidete Kiefern-wurzel. 225/1.  
 Fig. 13. Querschnitt durch eine Saugwurzel kurz vor der Gabelung. 225/1.

1) Tulasne l. c. p. 130.

# Ueber Reizbewegungen der Pollenschläuche

von

Dr. Manabu Miyoshi.

In meiner früheren Arbeit <sup>1)</sup> habe ich die chemotropische Reizbarkeit der Pollenschläuche behandelt und es soll nun in Folgendem gezeigt werden, welche Mittel bei der Lenkung der Pollenschläuche bis in die Samenknospen zusammengreifen. Denn thatsächlich sind zur Erreichung des Zieles die chemotropischen Reizungen allein unzureichend und alle anderen auf das Thema bezüglichen Arbeiten behandelten nur einzelne Factoren, die mehr oder weniger mitwirken.

Die Litteratur über den Gegenstand ist bei Pfeffer <sup>2)</sup> und zum Theil in meiner betreffenden Arbeit mitgetheilt <sup>3)</sup>. Ich füge noch hinzu, dass in jüngerer Zeit Molisch <sup>4)</sup> die Ablenkung der Pollenschläuche durch eine Ausscheidung der Narbe sowie des Griffels beobachtete und ausserdem constatirte, dass manche, doch nicht alle Pollenschläuche negativ aërotropisch sind.

Eine nähere Präcision der Stoffe, die chemisch reizen, hat Molisch nicht versucht. In dieser Hinsicht geben meine früheren Studien insoweit Aufschluss, als sie sagen, dass verschiedene, doch nicht alle Stoffe in einem freilich sehr verschiedenen Grade reizend wirken. Ich erwähne hier, dass ich als besonders gutes Reizmittel Rohr- und Traubenzucker und Dextrin constatirte, während Frucht- und Milhzucker weniger wirksam sind.

---

1) Ueber Chemotropismus der Pilze. (Bot. Ztg. 1894, Heft 1.)

2) Ueber chemotropische Bewegungen von Bacterien, Flagellaten und Volvocineen. (Untersuch. a. d. bot. Inst. zu Tübingen Bd. II, p. 657—658.)

3) Ein negatives Resultat bezüglich des Chemotropismus des Pollens erhielt Rittingshaus, Ueber die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen äussere Einflüsse, 1887, p. 40.

4) Ueber die Ursache der Wachstumsrichtungen bei Pollenschläuchen (Sitzungsb. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, 1889, No. II, p. 11) und zur Physiologie des Pollens mit besonderer Rücksicht auf die chemotropischen Bewegungen der Pollenschläuche (dieselben Berichte 1893 Bd. CII Abth. I).



### Chemotropismus.

Die auffallende chemotropische Reizbarkeit der Pollenschläuche durch Ausscheidungen seitens der Narbe, des Griffels und der Ovula soll hier zunächst behandelt werden.

Legt man eine von dem Pistille einer Pflanze, z. B. *Scilla patula*, bei der die Erscheinung immer sehr stark hervortritt, abgeschnittene, frische, reife Narbe auf einen Agar Agar- oder Gelatinewürfel und bestäubt dann mittelst eines reinen Pinsels das Agar Agar resp. die Gelatine in der Umgebung der Narbe mit den Pollenkörnern derselben Pflanze, so sieht man schon nach einigen Stunden, während derer man das Ganze in einem feuchten, dunklen Raum aufbewahrt hatte, dass die ausgekeimten Pollenschläuche stark nach der Narbe zugewachsen sind. Diese Erscheinung, obwohl in der Intensität ihres Auftretens je nach der Pflanze und nach den verschiedenen Phasen in der Entwicklung des Pistills wechselnd, kommt stets zu Stande, falls die Versuche in geeigneter Weise angestellt sind. Oefters war die Ablenkung so stark, dass die Pollenschläuche schon aus bedeutender Entfernung, die das 70fache ihres Durchmessers überschreiten konnte, nach der Narbe zu abgelenkt waren. — Den Chemotropismus konnte ich bei zahlreichen verschiedenen Pflanzen<sup>1)</sup> constatiren und folglich kann mit grosser Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass er eine allgemeine Erscheinung ist.

Die anlockende Wirkung aber beschränkt sich nicht auf die Narbe, sondern sie kommt auch, wie Molisch nachgewiesen hat, der Schnittfläche des Griffels zu. Jedoch bemerkte ich, dass die Wirkung im Griffel von der Narbe an nach abwärts abnimmt, dann aber in dem an das Ovarium anstossenden Theile des Griffels wieder verstärkt wird, voraussichtlich durch die Ausscheidung von Seiten der Ovula. Diese Thatsache konnte ich in der Weise constatiren, dass ich einen Griffel in verschiedene Stückchen schnitt und die Pollenkörner auf den Agar Agarwürfel in der Nähe der Schnittfläche aussäete. Der Procentsatz der nach der Schnittfläche zu wachsenden Pollenschläuche nahm bedeutend ab, wenn die Schnittfläche entfernt von der Narbe angebracht war, nahm aber wieder zu, wenn das Stück aus unmittelbarer Nähe des Fruchtknotens geschnitten war.

Eine gleichartige, jedoch noch auffallendere chemische Reizung

---

1) Vergl. Molisch, Ueber die Ursachen der Wachstumsrichtungen bei Pollenschläuchen, l. c. p. 13, und zur Physiologie des Pollens etc., l. c. p. 18.

übten Theile des Ovariums, sowie die einzelnen Ovula aus<sup>1)</sup>. War ein Schnitt durch einen Fruchtknoten auf einen Agar Agarwürfel gelegt und Pollenkörner um denselben herum ausgesäet, so sah ich, dass alle keimenden Pollenschläuche nach dem Centrum des Schnittes zu gewachsen waren, — die Schläuche überschritten die Fruchtknotenwandung und gelangten bis zum Eimund. Waren die einzelnen Ovula vorher von der Placenta abgetrennt worden, so constatirte ich, in Präparaten, die ebenso hergestellt waren, wie die oben beschriebenen, dieselbe Erscheinung, jedoch noch deutlicher. So wuchsen in einem Präparate von *Scilla patula* mehr als 40 Pollenschläuche nach der Mikropyle eines Ovulums; es drangen jedoch nur einige in den Eimund hinein, während die andern sich bis dicht an die Mündung hervordrängten. In diesem Falle war die Anlockung so stark, dass manche Pollenschläuche, die zufällig an dem Chalazaende des Ovulums lagen, dennoch auf bedeutenden Umwegen zu ihrem Ziele, der Mikropyle, gelangten. Dem Gelingen der Versuche that es keinen Abbruch, wenn die Ovula vor dem Versuche mit destillirtem Wasser abgespült worden waren.

Die eben skizzirten Versuche habe ich zuerst hauptsächlich mit *Scilla*-Arten ausgeführt, später mit verschiedenen Pflanzenarten, und zwar stets mit gutem Erfolge.

Die stärkste Anlockung übten die befruchtungsfähigen Samenknospen aus, jedoch brachten auch schon junge Entwicklungsstadien und ebenso bereits befruchtete Ovula die Reizung hervor.

Die Anlockung muss durch einen flüssigen, resp. gelösten Stoff veranlasst werden. Denn dass es sich nicht um einen gasförmigen, durch die Luft wirkenden Stoff handeln kann, beweisen Versuche, in welchen die Pollenschläuche durch die Luft wuchsen. Unter solchen Umständen zeigten die Pollenschläuche keine Neigung, sich nach dem Ovulum hinzuwenden, selbst dann nicht, wenn sie unmittelbar vor der Mikropyle vorbeiwuchsen.

Auch wachsen bei der normalen Befruchtung, wie schon Dalmer<sup>2)</sup> fand, die Pollenschläuche nicht durch die Luft, sondern pflegen nach dem Austritt aus dem leitenden Griffelgewebe dem Stiele des Ovulums oder anderen Flächen bis zur Mikropyle zu folgen.

---

1) Vergl. Molisch<sup>1)</sup>, Zur Physiologie des Pollens etc. I. c. p. 18.

2) Ueber die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen. (Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1880 Bd. XIV. p. 39.)



Aus der oben erwähnten Thatsache des Zuwachsens der auf dem Agar Agarwürfel keimenden Pollenschläuche nach der Narbe, nach der Schnittfläche des Griffels, sowie nach den Ovula, folgt, dass die betreffenden Organe irgend eine Flüssigkeit, d. h. einen gelösten Stoff absondern müssen. In der That sieht man an der Narbe öfters die Ausscheidung einer klebrigen, schleimigen Masse, aber bei den Ovula ist es wegen der geringen Grösse des Gegenstandes nicht immer leicht, das Vorhandensein einer Secretion zu constatiren. Doch ist es mir öfters gelungen das Vorhandensein einer solchen Flüssigkeit direct zu beobachten, indem ich die von der Placenta getrennten Ovula gleich in Glycerin oder besser in Mandelöl untersuchte. Ich sah dann einen kleinen, stark lichtbrechenden Tropfen aus der Mikropyle austreten. Dies kam jedoch nicht stets vor; es hängt hauptsächlich von dem Entwicklungsstadium des Ovulums ab.

Eine Ausscheidung muss trotzdem fortwährend vorhanden sein, denn ich sah, wie oben erwähnt, dass auch die mit destillirtem Wasser abgespülten Ovula immer noch eine Anziehung auf die Pollenschläuche ausübten.

Um zu erfahren, ob diese Ausscheidungsflüssigkeit auch auf Pilzfäden oder Bakterien einen chemotropischen resp. chemotaktischen Reiz ausübt, stellte ich die folgenden Versuche an: Ovula von *Scilla patula* wurden auf einem Agar Agarwürfel gelegt und einige Sporen von *Phycomyces nitens*, ein anderesmal solche von *Mucor stolonifer* vor die Mikropyle ausgesät. Die noch sehr kurzen Keimschläuche zeigten eine deutliche Ablenkung nach dem Eimunde, in welchen sie schliesslich auch eindringen konnten. Bei den Bakterien-Versuchen brachte ich auf den Agar Agarwürfel<sup>1)</sup> dessen Oberfläche mit einer dünnen Wasserschicht bedeckt war, einen Tropfen Wasser, der gewöhnliche Fäulnissbakterien — *Bacterium Termo* — enthielt, und konnte so das Verhalten derselben gegen das Ovulum beobachten: schon nach wenigen Minuten fand ich, dass die Bakterien sich vor dem Ovulum angesammelt hatten und vor dessen Mikropyle eine dichte Masse bildeten.

Durch diese Beobachtung ist sichergestellt, dass der von dem Ovulum ausgeschiedene Stoff kein specielles Reizmittel für Pollenschläuche allein ist. Ferner folgt aus der Thatsache, die ich in oben erwähnten Versuchen constatirt habe, dass nämlich die Pollenschläuche durch verschiedene Zuckerarten und Dextrin chemotropisch

---

1) Alle Gegenstände in dem Versuche wurden sterilisirt.

reizbar sind <sup>1)</sup>, mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass der ausgeschiedene Stoff die eine oder andere Zuckerart enthielt. <sup>2)</sup>

Meine Versuche geben in Hinsicht auf Zuckerbestimmung folgende Resultate: Narbe und Griffel verschiedener Monocotyledonen und Dicotyledonen enthalten, wie schon frühere Forscher fanden, Glucose, d. h. eine Zuckerart, welche Fehling'sche Lösung reducirt. Fruchtknoten-Wandung, Placenta und Ovula von mehreren dieser Pflanzen ergeben im Gegensatz dazu nur einen sehr geringen, von anderen, z. B. *Yucca flaccida*, *Lilium candidum*, überhaupt keinen Niederschlag von Kupferoxydul. Wurden aber diese Organe zunächst mit wenig Salzsäure gekocht, so trat beim Eintauchen der Schnitte in die Fehling'sche Lösung reichlicher Niederschlag in diese ein. Welcher Stoff diese Reduction bewirkte, ist mit Sicherheit nicht zu sagen; ist es aber eine Zuckerart, so kann es jedenfalls nicht Glucose (möglicherweise Saccharose!) sein. Dasselbe ist der Fall bei solchen Gramineen wie *Spartina cynosuroides*, *Pennisillaria spicata*, von deren Narbe, Griffel und Ovula nach der Inversion der Niederschlag von Kupferoxydul in der Lösung eintrat.

Ein Schluss auf die Intensität der Reizwirkung von Seiten der Narbe, der Ovula etc. ist nur zu erhalten, wenn man bestimmt, wie hoch die Concentration eines Reizstoffes sein muss, um die anlockende Wirkung der Ovula zu eliminiren. Zu diesem Zwecke benutzte ich die Ovula und die Pollenschläuche von *Hesperis matronalis* und legte sie auf Agar Agarwürfel, die eine bestimmte Menge Rohrzucker enthielten und die auf der Oberfläche mit einer Zuckerlösung gleicher Concentration benetzt war. Ein Zuwachsen der Pollenschläuche nach den Ovula fand auf den Würfeln statt, welche Mengen von 0,25 ‰, 0,5 ‰ und 1 ‰ Rohrzucker enthielten. Enthielten sie jedoch über 2 ‰ Zucker, so wurde nur eine sehr geringe Anzahl der Pollenschläuche nach der Mikropyle angelockt, und in vielen Fällen war überhaupt keine Reizwirkung zu bemerken.

Bei Beurtheilung dieser Versuche ist aber zu beachten, dass die Sensibilität der Pollenschläuche von der Concentration, und zwar in dem im Weber'schen Gesetze ausgesprochenen Verhältniss abhängig ist.

---

1) Miyoshi, Ebend. l. c. p. 25.

2) Vergl. Behrens, Untersuchungen über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe, 1875, p. 28—29, und Hanstein, Ueber die Organe der Harz- und Schleimabsonderungen in den Laubknospen (Bot. Ztg. 1868, p. 697), citirt in Ebend. Vergl. auch Dalmer, Ebend. l. c. p. 30—31.



Ich constatirte dieses durch die folgenden Versuche, welche ich in der früher für die Pilze beschriebenen Weise ausführte.<sup>1)</sup> Zwei von verschieden starken Zuckerlösungen durchflossene Fliesspapierstreifen lagen an beiden Seiten einer durchlöcherten Collodiumhaut, deren eine Seite mit den Pollen beschickt war. Weil der Pollen von *Hesperis matronalis* und einigen anderen Pflanzen schlecht unter Wasser wuchs, benutzte ich den von *Agapanthus umbellatus*, welcher unter dem Fliesspapier, wodurch die Zuckerlösung floss, lange Schläuche trieb. Obgleich diese unter solchen Umständen schraubige Formen annahmen, konnte doch ein bestimmtes Resultat erhalten werden.

Ich begann mit einem Concentrationsverhältniss der Rohrzuckerlösung von 1 : 2:

	I. Versuch	II. Versuch	III. Versuch
Oberseite	0,5 ‰	1 ‰	2 ‰
Unterseite	1 ‰	2 ‰	4 ‰

Hier kam keine Ablenkung der Pollenschläuche durch die Löcher der Collodiumhaut nach der stärkeren Zuckerlösung zu Stande.

Auch wenn das Verhältniss 1 : 4 gewährt wurde,

	I. Versuch	II. Versuch	III. Versuch
Oberseite	0,5 ‰	1 ‰	2 ‰
Unterseite	2 ‰	4 ‰	8 ‰

war von einer Empfindung der Concentrationsdifferenz nichts zu merken. War jedoch die eine Zuckerlösung 5 mal so concentrirt wie die andere, so fand die Ablenkungserscheinung statt.

	I. Versuch	II. Versuch	III. Versuch
Oberseite	0,5 ‰	1 ‰	2 ‰
Unterseite	2,5 ‰	5 ‰	10 ‰

Noch deutlicher war sie bei den Relationen 1 : 6 und 1 : 7. Stieg die Concentration der einen Lösung im Verhältniss zu der anderen noch weiter, so wurde die Ablenkung immer stärker.

Nach diesen Erfahrungen gilt also auch für die chemische Reizung der Pollenschläuche der Hauptsache nach das Weber'sche Gesetz. Sofern also Narbe, Ovula etc. durch secernirten Rohrzucker anlockend wirken, würde die Concentration dieser in der oben erwähnten *Hesperis matronalis* etwa 0,4 ‰ betragen müssen, da die 5 fache Menge, ungefähr 2 ‰, den Chemotropismus nahezu eliminirte. Falls aber ein anderer Körper die Anlockung bestimmt, muss so viel von

1) Miyoshi, Ebend. p. 20—21.

diesem vorhanden sein, dass er eine Reizung ausübt, welche der besagten Rohrzuckermenge äquivalent ist.<sup>1)</sup>

Hieraus erklärt sich auch, warum Versuche früherer Forscher, bei denen sich Pollenschläuche und Ovula in Zuckerlösung befanden, negativ ausfielen.

Hier schliesst sich, besonders mit Rücksicht auf die Reizwirkung, naturgemäss die Frage an, ob die Pollenschläuche der einen Pflanzenart durch die Ovula der anderen angelockt werden. In dieser Hinsicht sind die von Strasburger in seinen Versuchen „über fremdartige Bestäubung“<sup>2)</sup> gewonnenen Erfahrungen von grosser Bedeutung. In seinen zahlreichen Versuchen keimten die Pollenkörner einer Pflanzenart auf der Narbe einer anderen und die Pollenschläuche wuchsen mehr oder weniger durch den Griffel hinab, wenn kein mechanisches Hinderniss oder irgend eine andere ungünstige Bedingung sie davon abhielt. Hiernach ist also die Möglichkeit geboten, dass fremdartige Pollenkörner ihre Schläuche zu den Fruchtknoten und eventuell in die Ovula senden.

Auch nach einer Reihe von mir angestellten Versuchen ist es unzweifelhaft, dass das Zuwachsen der Pollenschläuche nach den fremden Ovula thatsächlich zu Stande kommen kann; mit andern Worten: ein Ovulum wirkt anlockend auf ganz fremdartige Pollenschläuche. Ich operirte auch mit im System sehr entfernt stehenden Pflanzen und prüfte auch das Verhalten von Dicotylen-Pollen gegen Monocotylen und umgekehrt. Alle diese Versuche wurden auf dem Agar Agarwürfel in der oben schon beschriebenen Weise<sup>3)</sup> ausgeführt. So wurden die Pollenschläuche z. B. von *Scilla patula* durch die Ovula von *Scilla japonica*, *Diervilla rosea*, *Ranunculus acer*, die Pollenschläuche von *Primula sinensis* durch die Ovula von *Antirrhinum majus*, *Digitalis grandiflora*, die Pollenschläuche von *Hesperis matronalis* durch die Ovula von *Lonicera Periclymenum*, *Digitalis grandiflora*, *Antirrhinum majus*, *Linaria alpina* angelockt; umgekehrt auch die Pollenschläuche von *Linaria alpina* durch die Ovula von *Hesperis matronalis*, weiter die

---

1) Pfeffer, Locomot. Richtungsbl. etc. l. c. p. 395 u. s. w. und über chemot. Beweg. etc. l. c. p. 635. Für die Giltigkeit des Weber'schen Gesetzes in den Erscheinungen des Pflanzenlebens siehe Pfeffer, Ueber die Reizbarkeit der Pflanzen (Gesellsch. deutscher Naturf. u. Aerzte Verhandlungen 1893, allgemeiner Theil. Sonderabdruck) p. 25 und dort citirte Literatur.

2) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1886 Bd. XVII p. 50.

3) Vergl. Seite 78.



Pollenschläuche von *Agapanthus umbellatus* durch die Ovula von *Antirrhinūm majus* etc.

In diesen Versuchen sah ich die Pollenschläuche in seltenen Fällen sogar wirklich in die fremde Mikropyle hineindringen. Die Erscheinung fand gleich auffallend statt, ob die zwei Pflanzenarten mit einander näher oder entfernter verwandt waren.

Das Wenden der Pollenschläuche auf den Agar Agarwürfel nach fremden Narben habe ich in gleicher Weise untersucht, und es gelang mir bei den oben erwähnten, sowie bei noch anderen Pflanzen, die Anlockungserscheinung mehr oder weniger deutlich zu constatiren.<sup>1)</sup>

Abgesehen von den negativen Resultaten, die ich in einigen Fällen bekommen habe, kann ich doch mit Sicherheit schliessen, dass, wie bei der von Vögler<sup>2)</sup> constatirten Thatsache, die chemotaktische Anlockung der Samenfäden der Farnkräuter nach fremden Arche-gonien, auch das Zuwachsen der Pollenschläuche nach fremden Ovula durch die Anlockungswirkung der zuckerhaltigen Ausscheidung ein allgemeines Phänomen ist, welches stets zu Stande kommt, wenn den formalen Bedingungen Genüge geleitet ist.

### Andere Faktoren.

Wie im vorigen Kapitel ausführlich beschrieben wurde, ist das durch chemischen Reiz veranlasste Wenden der Pollenschläuche nach der Narbe und den Ovula so auffallend, dass kein Zweifel darüber herrschen kann, dass der Chemotropismus bei der Lenkung der Pollenschläuche von grosser, physiologischer Bedeutung ist. Doch kann für diese Lenkung der Pollenschläuche durch den Griffel bis in die Ovula nicht wohl allein der Chemotropismus entscheidend sein.

Mit Rücksicht auf das Weber'sche Gesetz müsste die Concentration schnell aussteigen und hohe Werthe erreichen besonders in langen Griffeln, dergl. bei *Oenothera macrocarpa* oft 15 cm und bei *Zea Mais* 20—40 cm<sup>3)</sup> erreichen. Diese Forderung bleibt auch bestehen, wenn auf dem von dem Pollenschlauche zu durchwandernden Wege sich die Qualität des Reizstoffes ändern sollte. Denn stets

1) Das chemotropische Zuwachsen der Pollenschläuche von *Primula acaulis* nach dem Pistill von *Draba repens* ist von Correns (Culturversuche mit dem Pollen von *Primula acaulis* Lam., Ber. d. deut. bot. Gesell. 1889, Bd. VII p. 270), und desgleichen der Pollenschläuche von *Narcissus Tazetta* gegenüber der Narbe von *Ornithogalum umbellatus* und *Weigelia rosea* von Molisch (Zur Physiologie des Pollens etc. l. c. p. 18) beobachtet worden.

2) Beiträge zur Kenntniss der Reizerscheinungen (Bot. Ztg. p. 689 u. s. w.).

3) Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1882, p. 933.

muss doch die Intensität des Reizes in der folgenden Zone entsprechend gesteigert sein, um eine positiv chemotropische Reizwirkung zu erzielen.<sup>1)</sup>

Da aber die Pollenschläuche durch verschiedene Stoffe reizbar sind, so kann der Zuckergehalt allein keinen Ausschlag in unserer Frage geben, und ohnehin ist zu beachten, dass nur die extracelluläre Zuckermenge reizend wirken kann. Ferner ist beachtenswerth, dass in den Narben die Narbenflüssigkeit am reichsten an Zucker zu sein scheint. Wichtig aber ist die in vorigem Kapitel mitgetheilte Thatsache, dass die chemotropische Anlockung durch die unteren Griffeltheile schwächer ist als durch die Narbe, dass also in dem Griffel keine Vertheilung des Reizstoffes besteht, welcher eine chemotropische Lenkung der Pollenschläuche nach dem Basaltheile des Griffels veranlassen könnte.

In Uebereinstimmung mit dem soeben Gesagten fand ich dann auch, dass die eingedrungenen Pollenschläuche auch in umgekehrten Richtungen durch den Griffel wachsen, ferner, dass die Pollenschläuche durch angebrachte seitliche Oeffnungen aus dem Griffel im dampfgesättigten Raum herauswachsen<sup>2)</sup>. Die von Pfeffer<sup>3)</sup> mitgetheilte Erfahrung, dass im dampfgesättigten Raum sehr viele Pollenschläuche auch von der Narbe aus in die Luft wachsen, lehrt, dass die Narbe keine so übermächtige anziehende Reizwirkung ausübt.

Aus diesen und anderen Erwägungen folgt, dass ausser dem chemotropischen Reize noch andere Umstände für die Lenkung der Pollenschläuche zu beachten sind.

**Hydrotropismus:** Eine hydrotropische Wirkung von der Narbe auf die Pollenschläuche ist schon früher von einigen Botanikern<sup>4)</sup> als Ursache des Eindringens der Pollenschläuche in das Narbengewebe vermuthet worden. Es haben jedoch die Untersuchungen von Kny<sup>5)</sup> und Pfeffer<sup>6)</sup> gezeigt, dass derartige Einwirkungen nur mässig sein können. Ein gewisser Hydrotropismus ist aber, wie ich nachweisen

---

1) Vergl. Pfeffer's Arbeiten cit. in p. 5.

2) Vergl. unten Seite 88.

3) Ueber chemot. Beweg. etc. l. c. p. 656.

4) Van Tieghem, Recherches physiologiques sur la Végétation libre du Pollen et de l'ovule, etc. (Ann. d. Sc. nat. bot. 1869, 5 sér., T. XII. p. 325). Capus, Anatomie du Tissu conducteur (dieselbe Zeitschrift 1878, 6 sér., T. VII. p. 282).

5) Sitzungsab. d. Brand. bot. Ver. 12. 1881.

6) Ebend. p. 656.



konnte, thatsächlich vorhanden. Ich benutzte hauptsächlich die Narbe und Griffel von *Epilobium angustifolium*, *Oenothera biennis*, *Oe. fruticosa*, *Digitalis grandiflora*, *D. purpurea* und führte die Versuche folgendermaassen aus: Die Narbe wurde im Zusammenhang mit kleinen Stückchen des Griffels abgeschnitten und, nachdem sie reichlich mit Pollenkörnern bestäubt war, in einer aus dicker Pappe hergestellten Feuchtkammer in dunklem Raum aufbewahrt. Es wuchsen dann die an der Narbe keimenden Pollenschläuche von der Narbenoberfläche nach beliebigen Richtungen aus, besonders wenn ein Ueberfluss von Pollenkörnern auf die Narbe gebracht worden war, weil dann nicht jedes Pollenkorn mit der Ausscheidung der Narbe in Berührung kam.

Anders war aber die Erscheinung, wenn in dem sonst ebenso angestellten Versuche eine Seite der Feuchtkammer so weit geöffnet war, und so viel Luft eindrang, dass die Dampfsättigung zwar aufgehoben, ein Collabieren der Pollenschläuche aber vermieden war; die voll turgescenten Pollenschläuche entfernten sich dann entweder von anfang an nicht von der Narbe oder wenden sich doch vielfachst nach geringem Herauswachsen in der Luft wieder zur Narbe zurück. In trockener Luft kommt hinzu, dass die Pollenschläuche wohl gar nicht in die Luft wachsen können, oder falls dies gelingt, doch in dieser bald collabieren und deshalb wieder theilweise auf die Narbe zurücksinken.<sup>1)</sup> Es ist deshalb auch nicht zulässig bei den directen Beobachtungen im Freien, aus dem Hinwenden eines Pollenschlauches in einem Bogen zur Narbe auf Hydrotropismus zu schliessen.<sup>2)</sup> Thatsächlich spielt aber offenbar der Hydrotropismus mit eine Rolle in der Natur, um das Entfernen der Schläuche von der Narbe zu verhindern und damit also das Eindringen zu begünstigen.

Ganz ebenso verhielten sich nun die aus dem unteren Schnittende des Griffels zahlreich hervorkommenden Pollenschläuche. Dieselben wuchsen nämlich im dampfgesättigten Raume fast nach allen beliebigen Richtungen; fehlte aber die Seite der Feuchtkammer nach der das Schnittende des Griffels lag, so wuchsen sie mehr oder weniger auffällig rückwärts oder seitwärts nach Orten der grösseren Wasserdampfspannung.

Ferner modificirte ich die Versuche in der Art, dass ich die eine Seite der Feuchtkammer, in welcher die Pollenschläuche aus dem Schnittende des Griffels schon bis zu einer gewissen Länge heraus-

1) Pfeffer, Ueber chemot. Beweg. etc. I. c. p. 657.

2) Strasburger, Ueber fremd. Bestäub. I. c. p. 92.

gewachsen waren, öffnete, so dass die Feuchtigkeitsbedingungen in der Kammer sich plötzlich änderten. Schon nach kurzer Zeit folgte eine deutliche Aenderung der Wachthumsrichtung. Die vorher nach allen Seiten lang ausgewachsenen Pollenschläuche bogen fast stets nach den feuchteren Seiten der Kammer um, andere, noch kurze Schläuche, krümmten sich gleich nach dem Austritt aus dem Schnittende im scharfen Winkel rückwärts, um dann weiter geradeaus zu wachsen.

Mich interessirte es ferner zu constatiren, wie die Pollenschläuche sich bei wechselndem Wasserdampfgehalt verhalten. Zu diesem Zwecke liess ich in der Feuchtkammer einige Pollenschläuche von *Epilobium angustifolium* zuerst auf der Narbe bis zu einer gewissen Länge auswachsen. Dann öffnete ich eine Seite der Kammer und blies einen schwachen Luftzug hindurch. Die gegen diese Seite bereits ausgewachsenen Pollenschläuche krümmten sich bald seitwärts oder rückwärts. Bei der Wiederherstellung der gleichmässigen Feuchtigkeit jedoch streckten sie sich wieder gerade und folgten ihrer ursprünglichen Wachstumsrichtung. Ich konnte die Erscheinung wiederholt hervorrufen ohne ein Collabieren der Pollenschläuche zu veranlassen.

Kurz, der Hydrotropismus dient einmal als Reiz mit dazu, die Wachstumsrichtung der Pollenschläuche zu bestimmen, anderseits ist genügende Feuchtigkeit eine Bedingung, ohne die ein Collaps eintreten würde.

Mangel an Contactreiz ist nach den Kny'schen Untersuchungen<sup>1)</sup> und meinen nachstehenden Versuchen zweifellos.

Ich befestigte mittelst Klebwachs auf einem Objectträger ein kleines Glimmerblättchen oder Papierstreifchen fast senkrecht. In die Nähe, etwa 2 mm entfernt, brachte ich das Schnittende eines Griffels, dessen Narbe bestäubt war. Ein anderes Mal stellte ich eine Glascapillare auf einen Objectträger und legte den Griffel in passende Entfernung von den Capillaren. In keinem Falle deutete das Verhalten der auf dem fremden festen Gegenstände auftreffenden Pollenschläuche auf einen Contactreiz.

Dass der Contactreiz keinen wesentlichen Einfluss hat, wurde auch auf andere Weise gezeigt, indem ich die Pollenschläuche durch eine dünne Sandschicht wachsen lassen konnte, falls nicht eine reine mechanische Hemmung sie hinderte.

---

1) l. c.



Molisch<sup>1)</sup> schloss auf einen negativen Aërotropismus der Pollenschläuche auf Grund der von ihm beobachteten Thatsache, dass die Pollenschläuche auf Nährgelatine von dem Rande des Deckgläschen nach dem Innern wuchsen. Dieselbe Erscheinung habe ich auch bei den Pollenschläuchen von *Clivia Gardeni* wiederholt gesehen, wenn ich die Pollenkörner dieser Pflanze auf einen 2% Rohrzucker enthaltenden Gelatinewürfel säete und das Ganze mit durchlöcherten oder gespaltenen Glimmerblättchen bedeckte. Die in der Nähe der Löcher resp. Spalte ankeimenden Pollenschläuche hatten in dem Präparate die vorherrschende Tendenz von den Rändern zu fliehen und nach dem Innern hineinzuwachsen. Dasselbe habe ich constatirt, wie auch Molisch, mit einer Rohrzuckerlösung ohne Gelatine.

Wie Molisch betont hat, kann man, da die Bedingungen der Feuchtigkeit und Zuckermenge überall gleich sind, diese Erscheinung nicht anders erklären als durch die Annahme, dass die Pollenschläuche vor der Luft fliehen, d. h. sich der sauerstoffärmeren Luft zuwenden. Dieser negative Aërotropismus kommt aber, wie Molisch zeigte, bei vielen Pollenschläuchen nicht vor, so dass eine solche Reizwirkung keine generelle Bedeutung hat.<sup>2)</sup> Wenn diese Reizbarkeit besteht, mag sie in gegebenen Fällen unterstützend mithelfen, wenn es auch fraglich ist, ob allgemein die äusseren Bedingungen für die aërotropische Reizung geboten sind. Thatsächlich kann überhaupt diese Wirkung des Aërotropismus nicht ansehnlich sein, da Pollenschläuche sehr ungehindert durch Verletzungsstellen aus dem Griffelgewebe in dampfgesättigte Luft hinauswachsen können.<sup>3)</sup>

Dass die Pollenschläuche gegen das Licht sich indifferent verhalten, constatirte ich, indem ich sie in einem dunklen, feuchten Raum wachsen liess, von dessen einer Seite das Licht Zutritt hatte. Sie zeigten gar keine Aenderung der Wachstumsrichtung in Bezug auf den Lichtstrahl.<sup>4)</sup>

Dass der Geotropismus<sup>5)</sup> keinen wesentlichen Einfluss ausübt, geht klar aus der Thatsache hervor, dass die Pollenschläuche in freiem Raume nach allen Richtungen auswachsen können. Ueberdies

---

1) Ueber die Ursache der Wachstumsrichtungen bei Pollenschläuchen l. c. p. 12. Zur Physiologie des Pollens etc. l. c. p. 10—16.

2) Vergl. Correns, Ebend. l. c. p. 271.

3) Vergl. unten Seite 88.

4) u. 5) Vergl. Correns, Ebend. l. c. p. 272.

ist in Hinsicht auf die mannigfaltige Lage der Blüten von vorneherein nicht wahrscheinlich, dass eine geotropische Empfindlichkeit der Pollenschläuche ausgebildet sein dürfte.

### Wachsthum der Pollenschläuche im Griffel.

Nachdem ich in den beiden vorigen Kapiteln die Wirkung des chemotropischen, des hydrotropischen und des aërotropischen Reizes auf das Wachsthum der Pollenschläuche geschildert habe, bin ich jetzt im Stande die weitere Frage zu behandeln, ob die Lenkung der Pollenschläuche im Griffel durch die Combination dieser oder auch noch anderer Reizwirkungen zu Stande kommt, oder welcher Antheil der mechanischen Führung im leitenden Gewebe zufällt. Die nachstehenden Versuche werden die Bedeutung der mechanischen Führung in dem leitenden Gewebe erkennen lassen.

Ich schnitt den Griffel von *Digitalis grandiflora*, dessen Narbe unbestäubt war, ab, und besäete das Schnittende des Griffels mit Pollenkörnern. Einige der gekeimten Pollenschläuche wuchsen in den freien Raum aus, während andere das Griffelstück auf eine Länge von etwa 0,5 cm in umgekehrter Richtung durchwuchsen, und ihre Spitze aus der Narbenoberfläche heraustreten liessen. War in diesem Versuche auch die Narbe abgeschnitten oder wenigstens verletzt, so traten die wachsenden Spitzen noch weiter hervor.

Eine andere Reihe von Versuchen wurden derart ausgeführt, dass ich eine oder mehrere seitliche Oeffnungen in verschiedenen Theilen des Griffels und der Fruchtknotenwandung anbrachte, um zu constatiren, ob aus solcher Verletzungsstellung die Pollenschläuche herauswachsen könnten. Die Einschnitte erreichten verschiedene Tiefe und je nach dem erhielt ich verschiedene Resultate. Bei den Griffeln von *Digitalis grandiflora* und *Epilobium angustifolium* bemerkte ich, dass dann, wenn die Verletzung zu oberflächlich war, keine Pollenschläuche heraustraten. War jedoch die Verletzung bis zum leitenden Gewebe oder noch tiefer bis in den Griffelcanal gedrungen, so traten mehr oder weniger Pollenschläuche je nach der Grösse der Oeffnung aus. Durch kleine, aber ziemlich tief gestochene Löcher kam öfters nur ein oder sehr wenige Pollenschläuche hervor, und wuchsen dann in die dampfgesättigte Luft.

Dieses Hervorwachsen wurde stets hervorgerufen, ob das Loch oder der Ausschnitt senkrecht oder schief, kurz nach allen Richtungen in Bezug auf die Griffelwand gerichtet war. Ich constatirte diese Erscheinung an den verschiedensten Theilen des Griffels, ja sogar



da wo der Griffel in den Fruchtknoten übergeht. Bei einer Verletzung oder Oeffnung der Carpelle beobachtete ich kein Herauswachsen der Pollenschläuche, wenn auch die Oeffnung bis zum inneren Raume des Fruchtknotens ging. Hier dürfte einmal die Grösse des Raumes, sodann die energische Reizlenkung von Seiten der Samenknospen entscheidend einwirken.

In allen von mir untersuchten Fällen wuchsen die Pollenschläuche hauptsächlich durch das leitende Gewebe oder zwischen den Schleimpapillen an der Canalwandung.<sup>1)</sup>

Sie folgen also demjenigen Weg, welcher ihrem Vordringen den geringsten Widerstand bietet und eben durch die entsprechende anatomische Anordnung wird den einmal in den Griffel eingedrungenen Pollenschläuchen der Weg bis zu den Fruchtknoten angebahnt. Treten dann die Pollenschläuche aus dem leitenden Gewebe des Griffels in den Fruchtknoten, so pflegen sie an dessen Wandungen, wo gewöhnlich secernierende papillöse Epithelien sich befinden, hinzugleiten, und das anatomische Verhältniss begünstigt die Annäherung der an der einen oder anderen Seite der Funiculuswandungen fortgleitenden Schläuche gegen die Mikropyle hin.<sup>2)</sup> Dazu kommt dann, dass von der Mikropyle aus Reizstoffe diffundiren, welche chemotropisch anlockend wirken.<sup>3)</sup>

Um solche chemische Reizwirkung ansehnlich zu machen, muss es sogar als ein Vortheil erscheinen, wenn die Pollenschläuche im Griffel geradezu aus chemischen Reizwirkungen sich entfernten, so dass nunmehr ein mässiges Quantum Reizstoff wieder guten Erfolg hat.

Ein Herauswachsen der Pollenschläuche aus dem Reizstoff, d. h. aus der concentrirten zu dünnen Lösung, ist aber, wie erwähnt, im Griffel Thatsache und auch das Herauswachsen der Schläuche aus dem Griffel, wie das Wegwachsen derselben von der Narbe im dampfgesättigten Raume, lehren ja dieses Verhalten. Die mechanische Führung macht es ohnehin leicht verständlich, wie ein Pollenschlauch

1) Vergl. Behrens, Ebend. l. c. p. 22. — Capus, Ebend. l. c. p. 261. — Dalmer, Ebend. l. c. p. 31, etc. — Strasburger, Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen etc. 1884, p. 35 etc.

2) Ueber diese anatomischen Verhältnisse, die je nach den verschiedenen Arten wechseln, haben Dalmer und Strasburger nähere Angaben gemacht. Vergl. Dalmer, Ebend. l. c. p. 11—12, 21, 26—29, 33; und Strasburger, Ebend. l. c. p. 58, 60, etc.

3) Vergl. Strasburger, Ebend. l. c. p. 58—59.

selbst wenn der chemische Reiz rückwärts zu wenden strebt, doch seine ihm mechanisch vorgeschriebene Richtung fortsetzt.

Dass manche Pollenschläuche *Nutationsbewegungen* machen, sieht man leicht bei ihrer Kultur auf Nährgelatine.<sup>1)</sup> Diese Bewegungen mögen beim Fortwachsen der Schläuche im Griffel eine gewisse, doch keine hervorragende Bedeutung haben.

Bekannt ist die Thatsache, dass die Pollenschläuche öfters, z. B. bei *Malvaceae*, die Narbenpapille durchbrechen können, und in manchen Fällen, wo die Narbenoberfläche mit Epidermis bedeckt ist, z. B. bei *Anoda hastata*, müssen die Pollenschläuche diese durchbohren, um in den Griffel hinein zu gelangen.<sup>2)</sup> Ich habe gesehen, dass die Pollenschläuche von *Digitalis grandiflora* durch eine auf Nährgelatine liegende sehr dünne künstliche Cellulosemembran sich durchbohrten. Ein andermal liess ich die Pollenschläuche von *Agapanthus umbellatus* durch die Spaltöffnung eines mit 2% Rohrzucker injicirten Blattes von *Tradescantia discolor* hineinwachsen und constatirte, dass die Pollenschläuche die Zellwandungen der Epidermis und des Wasserspeichergewebes des Blattes durchbohren konnten.

Hier ist offenbar, dass die Pollenschläuche, wie Strasburger<sup>3)</sup> durch sein experimentelles Constatiren der Auflösung von Stärkekleister<sup>4)</sup> durch den Pollen angenommen hat, ein entsprechendes, celluloselösendes Enzym ausscheiden müssen, vermöge dessen sie, wenn es nöthig ist, das Zellgewebe durchbrechen, um ihren Weg nach den Ovula zu finden.

Ich habe hier nicht untersucht, ob und in wie weit Ernährung durch den Griffel eintritt. Sie kann wohl stattfinden, wie manche Botaniker annehmen, da wo der Griffel lang ist,<sup>5)</sup> während sie bei Pflanzen mit kurzen oder verschwindenden Griffeln (z. B. manche Ranunculaceen und Papaveraceen) an Wichtigkeit zurücktritt.

Die Narbe ist, physiologisch sowie biologisch betrachtet, zunächst die Fixierungs- und Keimstelle des Pollens. Nach meinen Versuchen wuchsen die Pollenschläuche in die Schnittfläche eines von der Narbe befreiten Griffels schlechter als bei unverletzter Narbe.

1) Vergl. Molisch, Zur Physiologie des Pollens etc. l. c. p. 20.

2) Strasburger, Befruchtungsp. b. d. Phanerog. etc. l. c. p. 46–47 und Ueber fremd. Bestäub. l. c. p. 94.

3) Ueber fremd. Bestäub. etc. l. c. p. 94.

4) Mir ist es auch gelungen festzustellen, dass sterilirte Stärkekörner einer Kartoffel durch den Pollen von *Clivia Gardeni* unter dem Deckgläschen im destillirten Wasser corrodirt werden.

5) Vergl. Dalmer, Ebend. l. c. p. 30.



Aus dem oben Erörterten sehen wir, dass das Verhalten der Pollenschläuche auf fremdem Gynaeceum von den Umständen abhängt: die mechanische Hemmung durch den eigenartigen Bau der Narbe, des Griffels etc. kann das Eindringen selbstverständlich unmöglich machen; auch findet die Ernährung von fremden Pollenschläuchen wohl nicht immer statt; ausserdem kann schon die Concentrationsbedingungen der Ausscheidungen auf die Narbe etc. das Eindringen wohl hemmen. Obgleich die chemische Reizung seitens der Narbe des Griffels oder Ovula eine allgemeine Erscheinung ist, und sie, analog wie bei den Samenfäden der Farnkräuter<sup>1)</sup> die Pollenschläuche an den Ort, wo sie zu functioniren haben, bringt, so dringen doch thatsächlich sehr selten die fremden Schläuche in die Ovula hinein. Die Befruchtung selbst ist dann wieder eine Sache für sich.

### Schluss.

Es bedarf, wie wir gesehen haben, des Zusammenwirkens verschiedener Factoren, um die Pollenschläuche von der Narbe durch den Griffel bis in die Mikropyle zu leiten.

Die Narbe gibt die Bedingungen des Keimens. In der Natur sorgt dabei Hydrotropismus und eventuell Collaps mit für Eindringen der Pollenschläuche in den Griffel, wobei noch der chemische Reiz mitspielen wird.

Untergeordnet ist negativer Aërotropismus im Spiele, der bei einigen Pflanzen mitbetheiligt sein mag.

Wenn die Pollenschläuche das Innere des Griffels erreicht haben, ist die Leitung von dort an wesentlich mechanisch, d. h. sie wachsen nach dem Orte des geringsten Widerstandes weiter und schliesslich traten sie in den Fruchtknoten ein. Hier muss beachtet werden, dass es ausserdem z. Th. auffällige anatomische Leitbahnen sind, die die Pollenschläuche der Placenta und dem Funiculus entlang bis in die Nähe der Mikropyle führen, die ihrerseits wiederum einen chemischen Reiz ausübt.

Im obigen haben wir jedenfalls die wesentlichsten Factoren gekennzeichnet, welche den Pollenschläuchen ihre Wege von der Narbe bis zum Eimunde weisen und damit die hauptsächlichste Aufgabe unseres Themas erledigt. Damit ist natürlich nicht gesagt, dass die ganze Frage erschöpfend behandelt ist, vielmehr bleibt bei unserer Arbeit, ebenso wie bei jeder anderen, die weitere Aufhellung einzelner Probleme der Forschung der Zukunft überlassen. Nur kurz

1) Vögler, cit. in Seite 8.

soll im Folgenden auf einige solche Punkte hingewiesen werden: Zunächst würde eine ins Einzelne gehende anatomische Untersuchung der Griffel- und besonders Fruchtknotenwandung desshalb Interesse bieten, weil sie eine genaue Abschätzung zwischen chemischen Reizerfolgen einerseits, und Folgen einer rein mechanischen Führung anderseits in jedem einzelnen Falle erlauben würde. Im Speciellen wäre zu untersuchen, ob die von Dalmer<sup>1)</sup> beobachteten Rillen in der Carpellwandung die Schläuche rein mechanisch führen oder vermittels ausgeschiedener Secrete, oder ob sie als Wege capillaren Aufstieges für Ausscheidungen der Ovula in Betracht kommen. — Eine zweite Frage wäre die, zu erforschen, ob der Pollen vermöge seiner Keimung auf der Narbe, resp. seines Eindringens in den Griffelcanal seinerseits einen Reiz auf das umgebende Gewebe ausübt, der dieses zu Secretionen oder anderen Thätigkeiten veranlasst, die dann für die Lenkung des Pollenschlauches in Betracht kommen könnten. In dieser Hinsicht ist zu beachten, dass bei den Orchideen die eindringenden Pollenschläuche auf das Gynaeceum einen Reiz ausüben, der die Fortentwicklung der Samenknospen veranlasst.<sup>2)</sup>

Schliesslich sei ausdrücklich darauf hingewiesen, dass die in dieser Arbeit behandelte Frage von der anderen, worauf die Befruchtung selbst, d. h. die Vereinigung der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte beruht, scharf zu trennen ist. So habe ich, wie oben erwähnt, ein Eindringen von Pollenschläuchen in die Mikropyle völlig fremder Pflanzen in seltenen Fällen beobachten können, und doch ist bekannt, dass eine Befruchtung in einem solchen Falle nie eintritt.

### Uebersicht der Resultate.

Narbe, Theile des Griffels und Ovulum sondern eine Flüssigkeit ab, welche die Pollenschläuche anlockt.

Als Reizstoff kommt Zucker in erster Linie in Betracht, doch sind andere Stoffe nicht ausgeschlossen.

Die Pollenschläuche einer Pflanze werden im Allgemeinen durch die Ausscheidungen des Gynaeceums anderer Pflanzen aus den verschiedensten Arten, Gattungen und Familien angelockt.

Die chemotropische Reizbarkeit der Pollenschläuche unterliegt dem Weber'schen Gesetze.

1) Ebend. l. c.

2) Vergl. Strasburger, Befruchtungsp. b. d. Phanerog. etc. l. c. p. 60, und Ueber fremd. Bestäub. l. c. p. 97. Vergl. auch Pfeffer, Ueber chemot. Beweg. etc. l. c. p. 657—658.



Die Pollenschläuche sind mehr oder weniger hydrotropisch reizbar, und dieser Reiz hilft mit, dass sie nicht von der Narbe abwachsen.

Die Pollenschläuche sind öfters negativ aërotropisch, d. h. zeigen die Tendenz vor der sauerstoffreichern Luft zu fliehen.

Im Griffel werden die Pollenschläuche wesentlich mechanisch zum Fruchtknoten gelenkt.

Die Pollenschläuche haben die Fähigkeit, Cellulosewände zu durchbohren.

---

Zum Schluss dieser Arbeit spreche ich, ebenso wie bei meiner früheren, Herrn Geheimrath Professor Dr. Pfeffer meinen herzlichsten Dank für seine freundliche Anregung und vielfache Unterstützung aus.

Leipzig, Januar 1894.

---

## Litteratur.

**M. Westermaier**, Compendium der allgemeinen Botanik für Hochschulen. Mit 171 Figuren. Freiburg im Br. 1893. Herder'sche Verlagshandlung.

Das Charakteristische des vorliegenden Buches liegt einerseits in polemischen Ausfällen gegen die Abstammungslehre, anderseits in der teleologischen Methode, welche der Verfasser in allen Zweigen der Botanik consequent anwendet, unter sichtlich Geringschätzung der causalmechanischen Forschung. Es liegt uns ganz ferne, an diesem Orte die theoretischen Ansichten des Autors zu bekämpfen, oder die causale Forschung vor den Angriffen der Teleologen zu vertheidigen. Die teleologische Fragestellung ist in der Biologie unentbehrlich, die Beantwortung solcher Fragen muss aber immer mit der nöthigen Kritik Hand in Hand gehen; aus blosser Lagerung auf physiologische Functionen zu schliessen, wie das der Verf. mehrfach thut (z. B. pag. 218), ist unzulässig, und noch mehr unzulässig ist es, in einem kurzen Lehrbuch, welches für Studirende bestimmt ist, unbewiesenen Theorien und polemischen Auseinandersetzungen zu viel Raum zu gewähren. In der Zellenlehre finden die letzten Forschungen (z. B. Guignard's) keine Berücksichtigung, ebensowenig bei der Lehre von der Befruchtung diejenigen von Belajeff und Strasburger, was manche thatsächlich falsche Darstellungen zur Folge hat (pag. 197, 213). Die Frage der Wasserleitung erklärt der Verf. mit Hilfe seiner „Klettertheorie“, die doch auf diejenigen Hölzer der Coniferen, in denen ausser Markstrahlen kein Parenchym vorhanden ist, gar nicht passt.

Als grossen Vorzug des Buches muss ich hervorheben die allseitige Benutzung der Biologie und die z. Th. deswegen interessant geschriebenen Kapitel über physiologische Anatomie. Als ein Lehrbuch für Anfänger dürfte das vorliegende Compendium wegen der Einseitigkeit der Darstellung, des Mangels an Objectivität und der für den Unbefangenen oft unverständlichen Polemik nicht geeignet sein.

M. Raciborski.

**A. Hansen**. Ueber Stoffbildung bei den Meeresalgen (Abdruck aus den Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. 11. Band, 1/2 Heft, 1893).

Nach des Verfassers Untersuchungen soll bei den Phaeophyceen als Assimilationsprodukt Fett gebildet werden. Die angeführten mikrochemischen Reactionen scheinen doch dem Referenten nicht genug beweiskräftig zu sein, und es liegt der Gedanke nahe, dass in den untersuchten Algen keine Fette, aber ähnliche phenolartige Körper gebildet werden, wie sie vor Kurzem Crato bei vielen anderen Arten nachgewiesen hat. Sehr dankenswert ist die nähere Untersuchung der Berthold'schen „Lichtschirme“ der Florideen, welche vollständig die Ver-



munthung Wakker's bestätigt, dass es Elaioplasten sind. Gegen die ihnen zugeschriebene Bedeutung der Lichtbeschützer spricht sich der Verf. ganz entschieden aus. Die nähere Untersuchung des Florideenroth gelang nicht vollständig, es scheint „eine Eiweissverbindung eines Farbstoffes, ähnlich dem Hämoglobin“ zu sein. Im letzten Kapitel ist der Gedanke näher besprochen, dass die Farbstoffe der Meeresalgen möglicherweise in Beziehung zur Ahtmung stehen. Leider sind keine für diese Athmungspigmenttheorie sprechende Beweise geliefert.

M. Raciborski.

## Eingegangene Litteratur.

- Beckhaus, K., Flora von Westfalen. Die in der Provinz Westfalen wild wachsenden Gefässpflanzen. Nach des Verfassers Tod herausgeg. von L. u. W. Hasse. Münster 1893, Aschendorff'sche Buchhandl.
- Buchenau, Fr., Flora von Bremen u. Oldenburg. Zum Gebrauch in Schulen u. auf Exkursionen. 4. Auflage. Bremen 1894. Verlag von M. Heinsius Nachf.
- Bulletin from the Laboratories of Natural History of the State of Iowa. Vol. II, Nr. 4. Contents: B. Shimek. A botanical expedition to Nicaragua. Thos. H. McBride. The Nicaraguan Myxomycetes. The Myxomycetes of Eastern Iowa. A new slime-mould from Colorado. A new Cycad. Chas. L. Smith. Some Central American Pyrenomycetes.
- Contributions from the Botanical Laboratory of the University of Pennsylvania. Vol. I, Nr. 2. 1893. Contents: Harshberger, J. W., Maize: A botanical and economic study.
- Contributions from the U. S. National Herbarium. Vol. I, Nr. 8. Contents: Vasey, G., I. Notes on some Pacific coast grasses. II. Descriptions of new or noteworthy grasses from the United States. III. Descriptions of new grasses from Mexico. Holzinger, J. M., 1. Descriptions of new plants from Texas and Colorado; 2. List of plants new to Florida. Rose, J. N., Descriptions of three new plants. Eckfeldt, J. W., List of Lichens from California and Mexico, collected by Dr. Edward Palmer from 1888 to 1892.
- Dippel, L., Handbuch der Laubholzkunde. Beschreibung der in Deutschland heimischen und im Freien kultivierten Bäume und Sträucher. III. Theil: Dicotyleae, Choripetaleae (einschliesslich Apetalae), Cistinae bis Serpentariae. Berlin, Verl. v. P. Parey. 1893.
- Fünfstück, M., Ueber die Permeabilität der Niederschlagsmembranen. S.-A. aus d. Ber. der Deutschen Bot. Gesellschaft. Jahrg. 1893, Bd. XI.
- Gibelli, G. e L. Buscalioni. L'impollinazione nei fiori della *Trapa natans* L. e *T. Verbanensis* D Nrs. Rendicondi della R. Accademia del Lincei. Estratto dal vol. II<sup>o</sup>, 2<sup>o</sup> Semestre, fasc. 9<sup>o</sup>. 1893.
- Giltay, E., Sieben Objecte unter dem Mikroskop. Einführung in die Grundlehren der Mikroskopie. Leiden, E. J. Brill. 1893.
- Haberlandt, G., Ueber die Ernährung der Keimlinge und die Bedeutung des Endosperms bei viviparen Mangrovepflanzen. Extrait des Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg. Vol. XII. 1893.
- Jack, J. B., Carl Moritz Gotsche. S.-A. aus d. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellschaft. Jahrgang 1893. Bd. XI.
- Koch, L., Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse. S.-A. aus Pringsheim's Jahrbüchern für wissenschaftl. Botanik. Bd. XXV, Heft 3. 1893.
- Kryptogamen-Flora von Schlesien. 3. Bd. Pilze, bearbeitet von Dr. J. Schroeter. II. Hälfte, 2. Lieferung. 1893. Breslau, J. M. Kern's Verlag.
- Lerner u. Holzner, Beiträge zur Kenntniss des Hopfens. Entwicklung der Rebe. I. S.-A. aus d. Zeitschrift für das gesammte Brauwesen. XVI. 1893.
- Loesener, Th., Ueber das Vorkommen von Domatien bei der Gattung *Ilex*. S.-A. aus dem „Biologischen Centralblatt“, Bd. VIII, Nr. 15, 16.

- Mac Millan, Conway, The metaspermae of the Minnesota vally (geological and natural history report of Minnesota, botanical series I).
- Magnus, P., Das Auftreten der *Schinzia cypericola* P. Magn. in Bayern und einiges über deren Verbreitung in Europa. „Ueber das monströse Auftreten von Blättern und Blattbüscheln an Cucurbitaceenfrüchten.“ S.-A. aus der „Oesterr. bot. Zeitschrift“, Jahrg. 1893, Nr. 2.
- Massart J., Sur l'irritabilité des Noctiluques. Extrait du Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. Tome XXV. 1893.
- Mayr, J., Das Harz der Nadelhölzer, seine Entstehung, Vertheilung, Bedeutung und Gewinnung. Berlin, Verl. J. Springer. 1894.
- Naturkundig Tijdschrift voor Nederlandsch-Indië, uitgegeven doo de Koninklijke natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch-Indië onder redactie van Dr. H. Onnen. Deel LII. Negende Serie, deel I. 1893.
- Palla, E., Beitrag zur Kenntniss des Baues des Cyanophyceen-Protoplasts. S.-A. aus Pringsheim's Jahrbüchern für wissensch. Botanik. Bd. XXV, Heft 4. 1893.
- Palladine, M. W., Recherches sur la respiration des feuilles vertes et des feuilles étiolées. Extrait de la Revue Générale de Botanique. Tome V. 1893.
- Philippi, F., Die Pilze Chiles, soweit dieselben als Nahrungsmittel gebraucht werden. S.-A. aus „Hedwigia“. 1893. Heft 3.
- Potonié, H., Ueber die Volumen-Reduktion bei Umwandlung von Pflanzenmaterial in Steinkohle. S.-A. aus: Glückauf. Nr. 80. 1893.
- — Ueber den Werth der Eintheilung und die Wechselzonen-Bildung der Sigillarien. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturf. Freunde zu Berlin. Nr. 8. 1893.
- — Ueber die den Wasserspalten physiologisch entsprechenden Organe bei fossilen und recenten Farnarten. Ibid. 19. Juli 1892.
- — Der Begriff der Blüthe. Naturw. Wochenschrift, VIII. Band. Nr. 47.
- Rodrigue, A., Recherches sur la structure du tégument seminae des Polygalacées. Extrait du Bulletin de l'Herbier Boissier. Tome I. Nr. 9, 10, 11. 1893.
- Sauvageau, M. E., Sur la feuille des Butomées. An. Sc. Nat. Bot. 1893.
- — et J. Perraud, Sur un Champignon parasite de la Cochylis. 1893.
- Schmitz, Fr., Die Gattung *Actinococcus* Kütz. S.-A. aus „Flora oder allg. Bot. Zeitung“. 1893, Heft 5.
- Setchell, W. A., On the classification and geographical Distribution of the Laminariaceae. From Transactions of the Connecticut Academy, Vol. IX, 1893.
- Stephani F., Colenso's New-Zealand Hepaticae. Extracted from the Linnean Society's Journal. — Botany, vol. XXIX.
- — Hepaticarum species novae III, IV. S.-A. aus „Hedwigia“. 1893, Heft 4 u. 5.
- Strasburger, E., Ueber das Saftsteigen. Ueber die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgrösse. 1893. Jena, Verl. v. G. Fischer.
- The Botanical Magazine. Vol. 7. Nr. 79. Contents: Yatabe, R. Senecio Syneilesis, F. et Sav. Matsumura, J., Scientific and common names of plants. Sawada, K., Plants employed in medicine in the Japanese Pharmacopaeia. Tôkyo, 1893.
- Trelease, W., Sugar maples and maples in winter. Reprinted in advance from the fifth Report of the Missouri Botanical Garden. 1894.
- Wieler, A., Ueber das Vorkommen von Verstopfungen in den Gefässen mono- und dicotyler Pflanzen. Aus „Mededeelingen van het Proefstation Midden-Java te klaten.“
- — Ueber die Jahresperiode im Bluten der Pflanzen. S.-A. aus „Tharander Forstl. Jahrbuch.“ 43. Bd.
- Willis, J. C., Contributions to the natural history of the flower. Nr. I. Fertilization of Claytonia, Thacella and Monerda. Extracted from the Linnean Society's Journal. — Botany, vol. XXX.





1



2



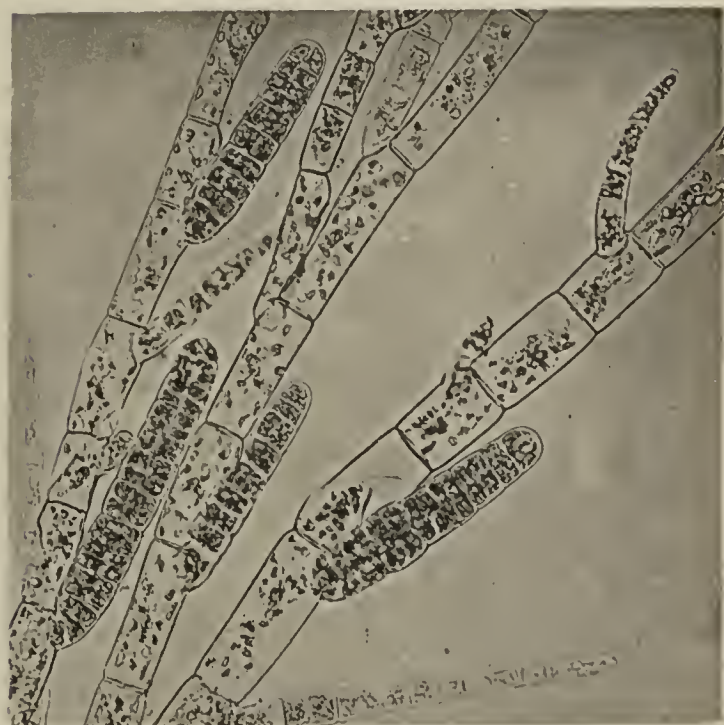
3



4



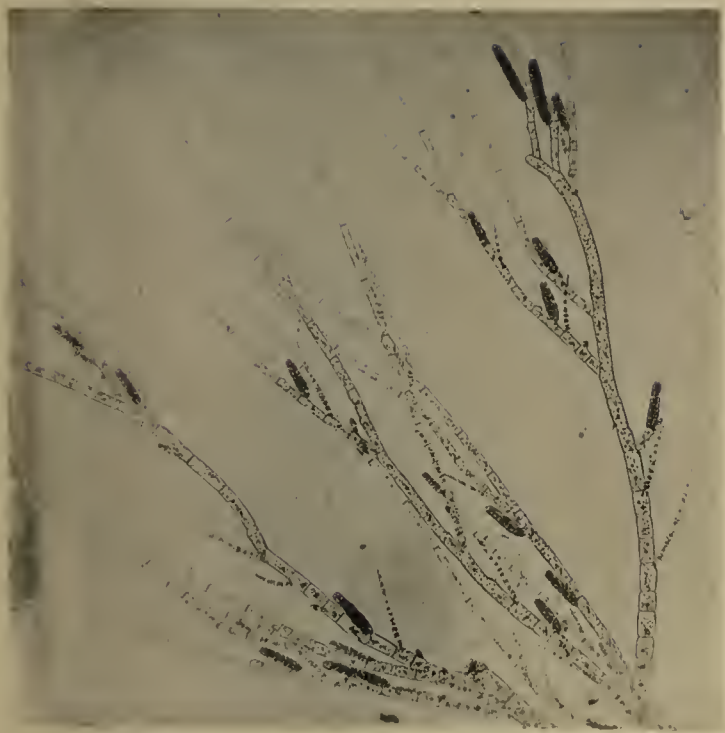
5



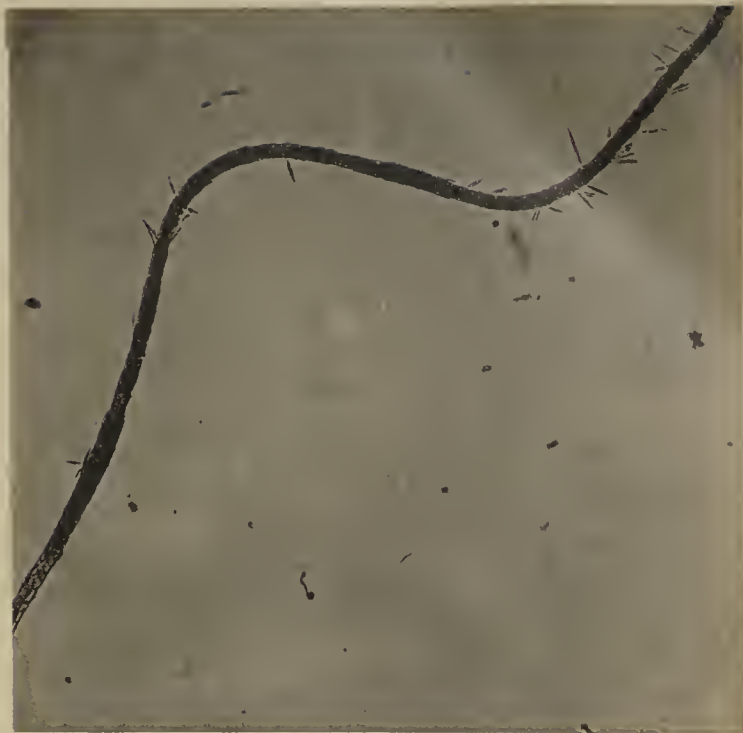
6







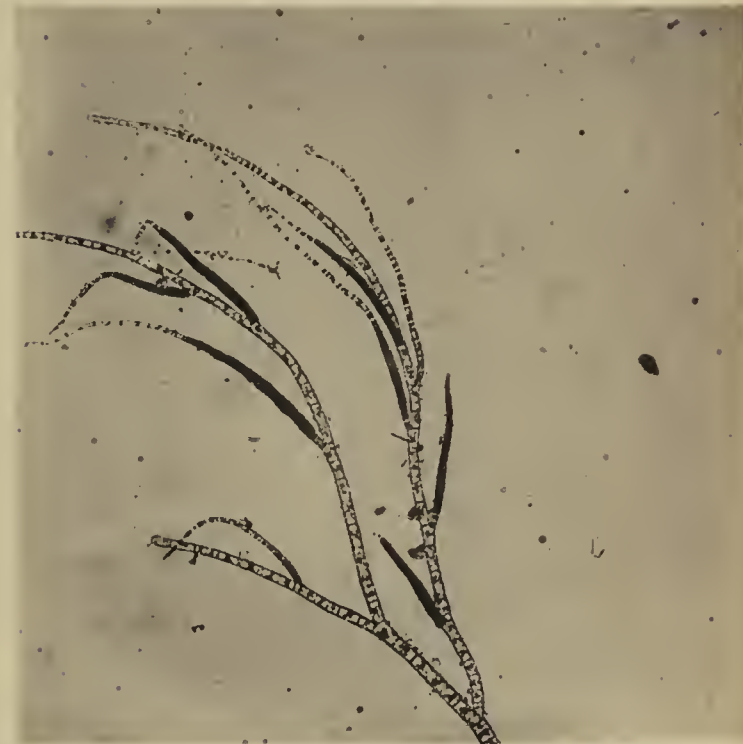
7



10



8



11



9



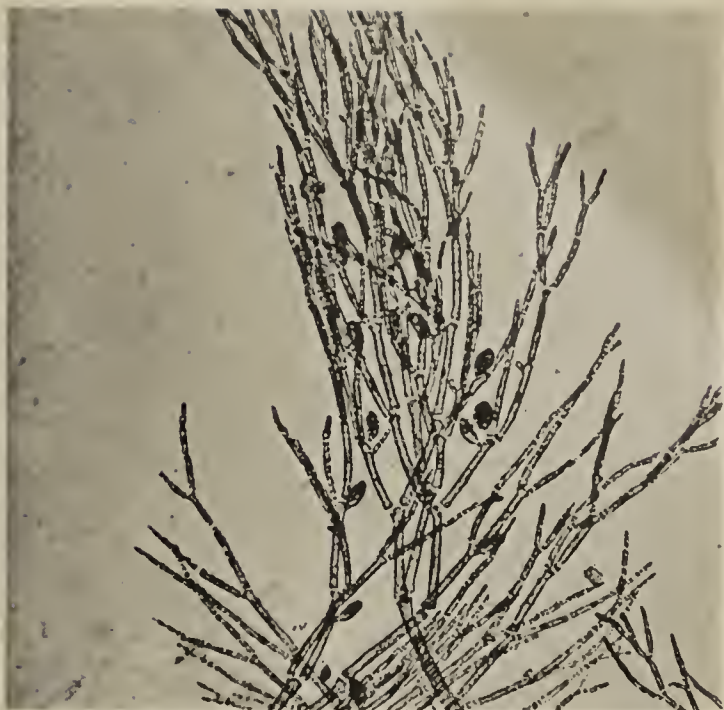
12







13



14



15



16



17



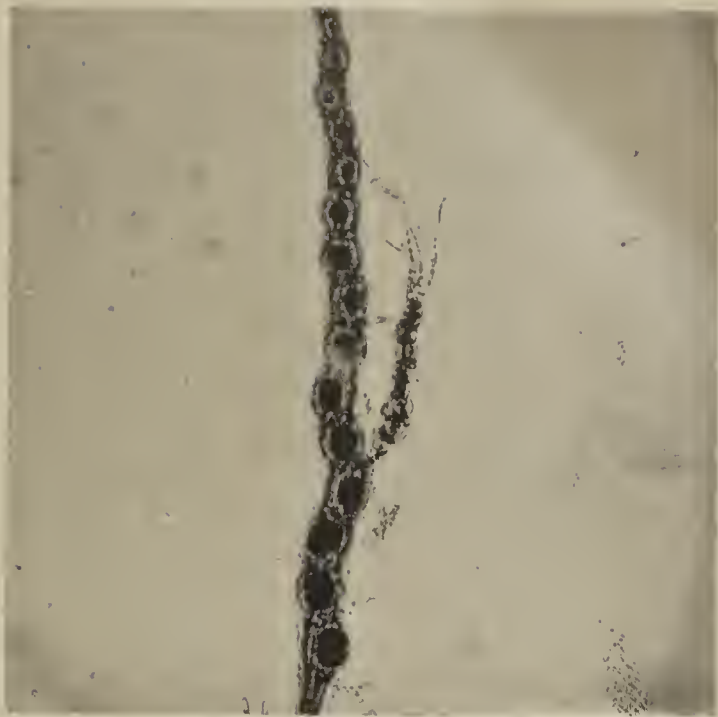
18







19



20



21



22



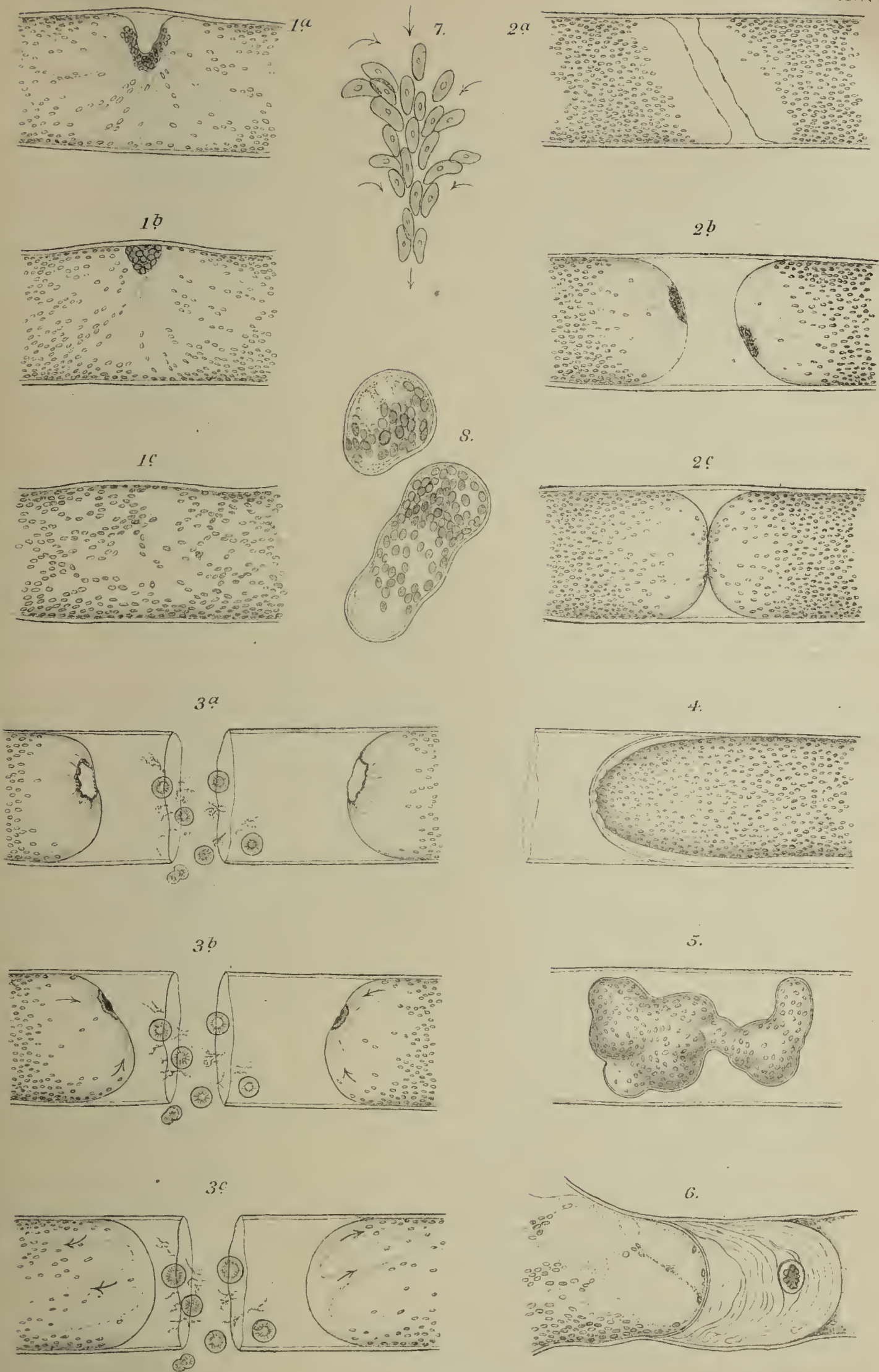
23



24







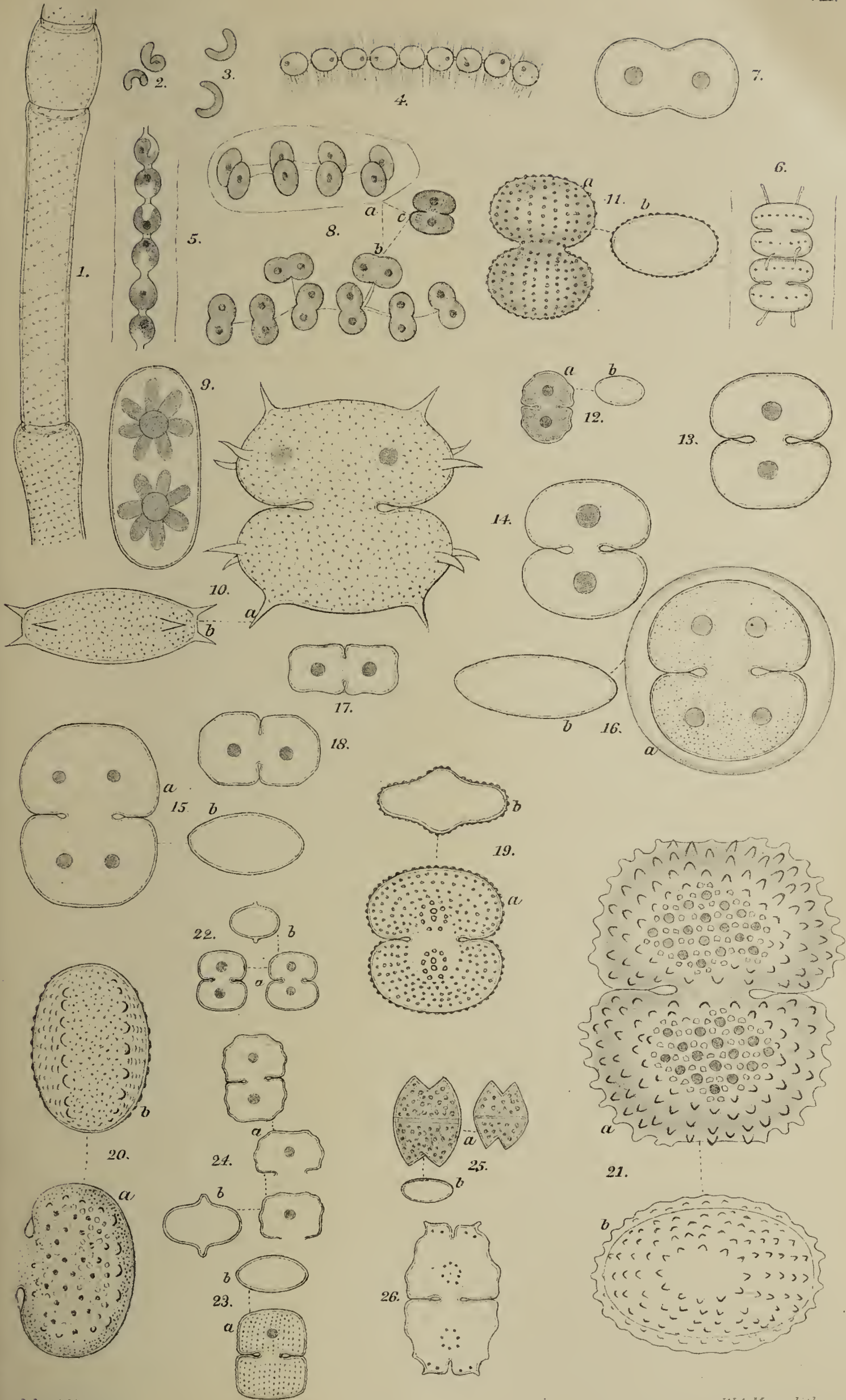






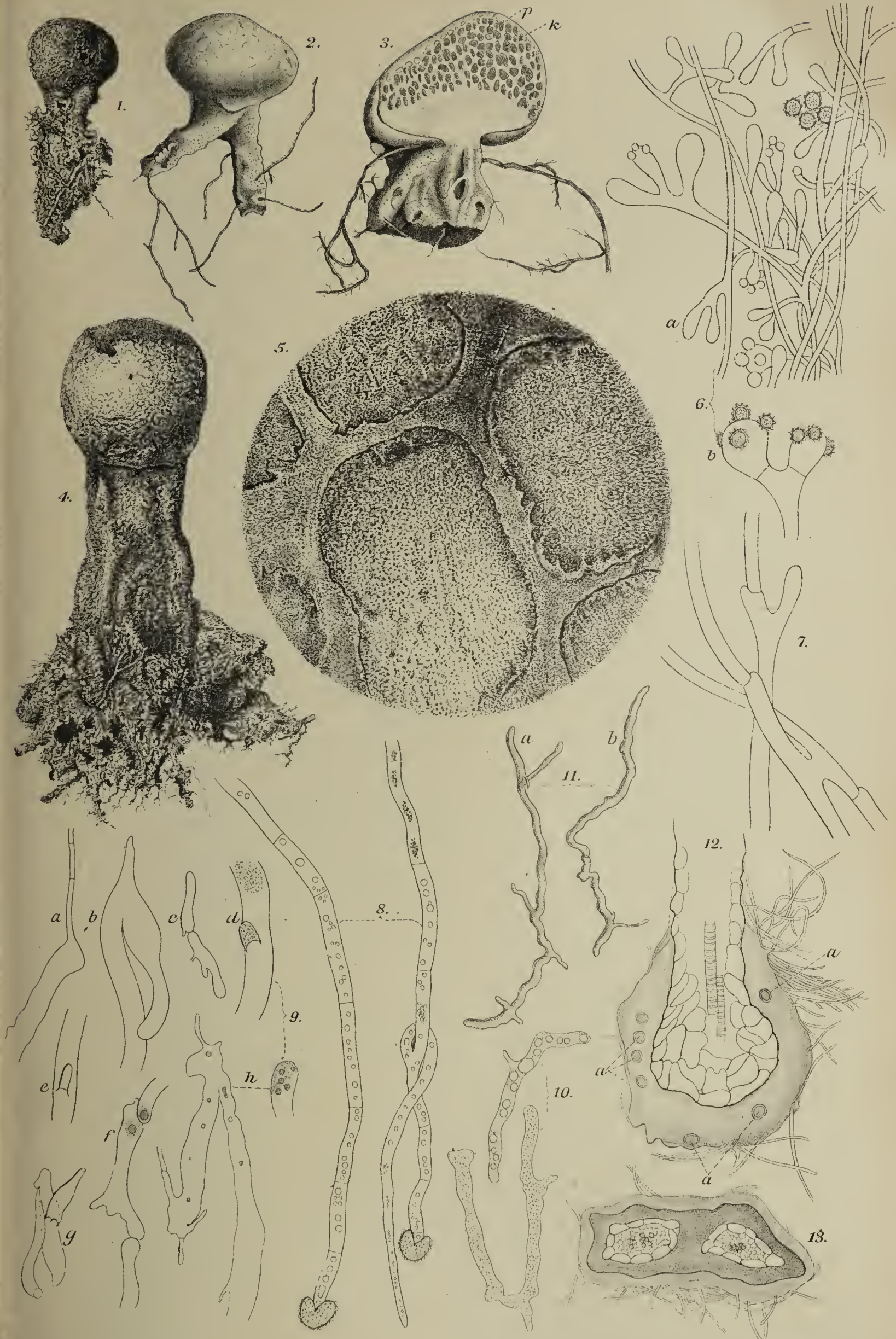
















# Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Inflorescenzen der Urticaceen und Moraceen.

Von

M. Golenkin.

Hierzu Tafel IX—XII.

Die Inflorescenzen der genannten Pflanzenfamilien bilden schon lange genug eine kranke Stelle in der Morphologie der Blütenpflanzen. Allerdings gibt es auch kaum eine einzige andere Familie, wo die Blütenstandsverhältnisse so verwickelt und mannigfaltig wären, wie gerade bei dieser. Schon Weddell, dem wir die so musterhafte Monographie der Urticaceen verdanken, äussert sich so über ihre Inflorescenzen (I p. 16): „Prise isolément, cette inflorescence m'a paru être constamment une cyme définie; mais lorsque plusieurs de ces cymes se groupent entre elles, leur agencement a lieu en vertu d'autres lois que celles qui on regient la distribution des éléments de chaqu'une d'elle: on croit encore avoir sous les yeux une inflorescence simple lorsque c'est à une inflorescence mixte que l'on a affaire.“ — Die Moraceen stellen aber noch complicirtere Verhältnisse dar, die bis jetzt nur auf dem vergleichendmorphologischen Wege gedeutet wurden. Gewiss konnte nur die Entwicklungsgeschichte die wahre Natur dieser Inflorescenzen klarlegen. Diesen Weg haben auch Payer, besonders aber Trécul (I) und Baillon (III) eingeschlagen, beide standen aber ganz und gar auf dem Standpunkte der Anschauungen der Spiraltheorie und darum wurden alle Beobachtungen nur von diesem Standpunkte aus erklärt. Ausserdem beschränkten sich beide auf die beinahe complicirtesten Fälle, wie sie die Inflorescenzen von Ficus und Dorstenia darstellen, zu deren Verständniss weit ausgedehntere Untersuchungen nöthig sind. Die Unmöglichkeit, diese Inflorescenzen ohne Weiteres einem für die Familie angenommenen Haupttypus unterzuordnen, verleitete sowohl Trécul und Baillon als auch später Eichler zur Annahme verschiedener Verschmelzungen und Verschiebungen, die dazu helfen sollten, die morphologische Bedeutung solcher Inflorescenzen mit der vorgemeinten Construction in Einklang zu bringen. Ob diese Ver-

schmelzungen und Verschiebungen auch in der That existiren und zu beobachten sind, das wurde gar nicht nachgeforscht. Die Entwicklungsgeschichte zeigte aber, dass alle diese Annahmen der vergleichenden Morphologen mit der Wirklichkeit im Widerspruch waren. Auf solche Weise zeigte G o e b e l (I) gelegentlich seiner Untersuchungen über die dorsiventrale Verzweigung der Sprosse, dass bei Urticaceen und Moraceen ganz neue Inflorescenztypen vorkommen, die in die Rahmen der Ansichten der Spiraltheorie nicht passen. Die Untersuchungen von G o e b e l bezogen sich auf wenige Arten und Gattungen, aber schon das genügte, um zu zeigen, wie complicirt die Blüthenstandsverhältnisse bei beiden Familien und wie willkürlich die „Deutungen“ der Morphologen und Systematiker waren. Aber trotz den Untersuchungen von G o e b e l, die aus dem Jahre 1880 datiren, werden die Inflorescenzen der Urticaceen und Moraceen auch jetzt noch vom Standpunkte der Blüthendiagramme von Eichler beschrieben, der von der vorgefassten Meinung ausging, sämtliche Inflorescenzen der Mitglieder dieser Familien müssten zu dem Cymen-Typus zurückgeführt werden. So z. B. sind diese Inflorescenzen von Engler in Engler-Prantl's „Natürlichen Pflanzenfamilien“ beschrieben und ebenso sagt Pax in seiner Morphologie der Pflanzen (I, S. 157): „Schon bei den einheimischen Arten dieser Familien findet bisweilen eine Verwachsung einzelner Strahlen der Inflorescenz statt, schon etwas vollkommener bei *Urtica membranacea*. Dies Verhalten führt durch mancherlei Uebergangsformen über zu den flachen „Blüthenkuchen“ von *Dorstenia* und *Antiaris*, welche also als nichts anderes aufzufassen sind, als verkürzte cymöse Inflorescenzen, deren Strahlen unter einander zu einer flachen Scheibe verwachsen. . . . . Werden solche Blüthenkuchen concav, dann erhält man die eigenthümlichen becherförmigen Blüthenstände von *Ficus*.“

Aber gerade für *Dorstenia* und *Ficus* hat G o e b e l nachgewiesen, dass eine „Verwachsung der Strahlen“ in Wirklichkeit gar nicht zu beobachten ist und dass überhaupt der Cymen-Typus dieser Inflorescenzen sich in Nichts erkennen lässt. Entgegen Baillon, Engler und Pax, fasst V. Tieghem (I, S. 345) die Inflorescenzen von *Dorstenia* und *Ficus* als flach, resp. flaschenförmig gewordene „capitules des Composées“ auf, zählt sie also zu racemösen Inflorescenzen. Die Angaben von G o e b e l bezüglich der Inflorescenzen von *Urtica* sind nur theilweise von S c h u m a n n (I) bestätigt worden. Es war darum interessant die Beobachtungen von G o e b e l zu wiederholen und, womöglich, die Untersuchung auch auf andere



Gattungen auszudehnen. Das letztere wird aber ausserordentlich erschwert durch den Mangel an geeignetem Material, und nur durch die Liebenswürdigkeit von Professor Goebel, der mir alle seine reichen Alkoholmaterial-Sammlungen überliess, war es mir möglich, eine ganze Anzahl sonst nicht zugänglicher Gattungen zu untersuchen. Es ist mir darum eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Goebel für seine stetige freundlichste Unterstützung und mir so nützlichen Rathschläge meinen herzlichsten Dank auszusprechen, um so mehr, da nur mit Hilfe seines von ihm selbst während seiner Reisen gesammelten Materials die Untersuchung gerade der interessantesten tropischen Gattungen ermöglicht wurde.

Meine Untersuchungen beziehen sich auf die Gattungen: *Urtica*, *Laportea*, *Urera*, *Fleurya*, *Girardinia*, *Boehmeria*, *Elatostemum*, *Procris*, *Humulus*, *Cannabis*, *Memoralis*, *Parietaria*, *Pellionia*, *Cecropia*, *Artocarpus*, *Dorstenia* und *Ficus*. Der besseren Uebersichtlichkeit wegen sind die Inflorescenzen bei jeder Gattung im Zusammenhange beschrieben und am Ende eine Zusammenfassung der Resultate gegeben.

### **Urtica.**

Die Nichtrichtigkeit der üblichen Auffassung der Morphologen betreffs der Inflorescenzen von *Urtica* hat Goebel im Jahre 1880 nachgewiesen (I und II). Eichler beschreibt nämlich die Inflorescenzen von *Urtica dioica* als „Dichasien mit Wickeltendenz“, welche in den Achseln der unterdrückten Vorblätter eines axillaren Sprosses, des sog. Bereicherungssprosses, stehen. Die Entwicklungsgeschichte der Inflorescenzen von *U. dioica* zeigt aber nach Goebel, dass diese Inflorescenzen dorsiventral gebaut sind und auf einer monopodialen verzweigten Axe cymose Partialinflorescenzen inserirt sind. Später erweiterte Goebel seine Untersuchungen auch auf andere Arten der Gattung *Urtica*, *U. urens* und *U. cannabina*, die aber anders gebaute Inflorescenzen besitzen sollen als *U. dioica*. Die Inflorescenzen von *U. urens* stellen nämlich reine Dichasien vor, die von *U. cannabina* schienen Goebel, der allerdings sehr dürftiges Material zur Untersuchung hatte, einen Uebergang von rein dichasialen Inflorescenzen von *U. urens* zu dorsiventralen zu bieten, indem hier die einzelnen Blütenknäuel dichasial gebaut zu sein schienen, die Inflorescenzaxe aber dorsiventral verzweigt war.

Wie gesagt, sind die Angaben Goebel's gerade in den grössten Werken der letzten Zeit entweder übersehen oder nicht angenommen worden. Und so gibt Engler (I) den alten Aufriss des Blüten-

standes von *Urtica dioica* aus Eichler's Blüthendiagrammen wieder und sagt in der Diagnose der Gattung: „Blüthenstände . . . cymös-zweispaltig (?), mit kurzen, längeren, einfachen oder rispig verzweigten Aesten. . . .“ Nur in der letzten Zeit sind die Angaben von Goebel von Schumann (I) bestätigt worden, der seine Untersuchungen auf mehrere *Urtica*-arten ausgedehnt hat. Leider hat Schumann eine Arbeit von Goebel über die Inflorescenzen übersehen (obgleich er sie bei Besprechung der Gramineenblüthen anführt), was zu einem Missverständniss führt. Schumann hat nämlich folgende *Urtica*-arten untersucht: *U. membranacea* Poir., *U. magellanica* Poir., *U. parviflora* Roxb., *U. dioica* L. und *U. urens* L., und sagt, dass seine Untersuchungen im Grossen und Ganzen mit denen von Goebel übereinstimmen. Nach Schumann sind aber alle von ihm untersuchten Blüthenstände der *Urtica*-arten dorsiventral, was er auf Druckdifferenzen, welche die Inflorescenzen seitens der Blätter und der Axe erfahren, zurückführt. Dasselbe kann man auch aus einer anderen Stelle bei Schumann schliessen, da er nämlich sagt (I, S. 247): „Deswegen, weil bei *Parietaria* und andern *Urticaceen* Dichasien in vollendetster Form vorliegen, geht noch nicht hervor, dass auch die Blüthenstände von *Urtica* auf dieses Schema zurückgeführt werden müssen. Ob sie phylogenetisch von jenen abzuleiten sind, ist eine Frage, auf die ich hier, da sie durch Beobachtung nicht zu lösen ist, nicht eingehen kann.“

Dagegen stellen nach Goebel (II) die Blüthenstände von *U. urens* L. reine Dichasien und die von *U. cannabina* combinirte Inflorescenzen von dorsiventral verzweigten Axen und dichasialen Partialinflorescenzen dar. Ich musste darum auch diese beiden Arten in den Kreis meiner Beobachtungen ziehen. Ueberhaupt habe ich die Gelegenheit gehabt, folgende *Urtica*-arten zu untersuchen: *U. dioica*, *U. urens*, *U. cannabina*, *U. magellanica*, *U. Dodartii*, *U. pilulifera* und *U. membranacea*.

Die Blüthenstände von *U. urens* werden, entgegen Schumann, als reine Dichasien angelegt; allerdings sehen die erwachsenen Inflorescenzen vielfach wie dorsiventrale aus, das ist aber Folge späterer Verschiebungen; es wächst nämlich die Inflorescenzaxe stark intercalar, so dass die letztangelegten Blüthen tief unten auf den Flanken der Axe zu stehen kommen. Diese Streckung der Axe erfolgt aber nur, wenn die grösste Zahl der Blüthen schon angelegt ist und folglich kann eine solche Inflorescenz nicht als dorsiventral bezeichnet werden. Eben solche Streckung der Axe nach der dichasialen Anlage der Blüthen findet, aber nicht in so grossem Maassstabe, auch bei den



männlichen Inflorescenzen von *U. Dodartii* und *U. pilulifera* statt. Wenn aber weder bei der Axe noch bei den Blütenstielen ein Längswachsthum eintritt, so werden die dichasialen Inflorescenzen kugelförmig, welche Form sie auch bei den weiblichen Inflorescenzen der letztgenannten Arten haben.

Solche gewöhnliche Inflorescenzen von *U. Dodartii* L. und *U. pilulifera* L. sind auch bei Baillon und Engler abgebildet worden. Untersucht man aber die mittleren Inflorescenzen bei stark entwickelten Exemplaren, so findet man nicht selten mehr zusammengesetzte Blütenstände, bei denen 2—4 dichasiale Partialinflorescenzen auf verzweigten Sprossen stehen. Besonders instructiv sind die weiblichen Inflorescenzen, da man bei ihnen alle Uebergänge von einfachen kugelförmigen zu verzweigten Blütenständen finden kann, wie das die Abbildungen (Taf. IX—X Fig. 4) zeigen. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass bei verzweigten Inflorescenzen die Zweige dorsiventral angelegt werden (Taf. IX—X Fig. 3), die Zweige selbst aber in Dichasien übergehen. So haben wir auf einer und derselben Pflanze Uebergänge von rein dichasialen zu dorsiventralen Inflorescenzen und da die verzweigten Blütenstände an Kultur- und darum sehr stark entwickelten Exemplaren und auf der Mitte des Sprosses auftreten, so kann man denken, dass die Ursache solcher Verzweigung in der Verspätung der Blütenbildung oder umgekehrt an der zu starken Entwicklung der Inflorescenzaxe liegt. Goebel (II, S. 37) glaubte so einen Uebergang bei *U. cannabina* gefunden zu haben, sagt aber selbst, dass das Material, welches ihm zu Gebote stand, zu dürftig war. In der That sind die Inflorescenzen von *U. cannabina*, ebenso wie die von *U. dioica* und *U. magellanica*, rein dorsiventral. Die Anfangsstadien sind bei der Entwicklung der Blütenstände von *U. cannabina* dieselben wie bei *U. dioica*. Betrachten wir das Ende einer jungen Inflorescenz, so sehen wir auf dem breiten, dicken Vegetationsende Höcker entstehen, die sich durch eine schief zur Axe verlaufende Furche in zwei weitere Höcker theilen. Der eine von ihnen wird zur Primanblüthe (Goebel I), der andere wächst weiter und theilt sich wieder, so dass rechts und links Höcker entstehen, auf welchen man sogleich die Anlagen der Blumenblätter wahrnehmen kann (Taf. IX—X Fig. 1). Ebenso wie am Ende des Hauptsprosses, geht die Theilung auch auf den Zweigen.

Ein jeder Primanblüthenhöcker stellt gewöhnlich die Gipfelblüthe einer cymösen Inflorescenz, die aber selten als Dichasium angebildet ist, sondern je nach dem freien Raume einen Wickel, eine Sichel u. s. w. bildet. Bei dem raschen und starken Wachsthum der Priman-

blüthenhöcker treten schon nahe vom Vegetationspunkt verschiedene Verschiebungen vor, die die Reihenfolge der Höckeranlage verwischen; noch stärkere Verschiebungen werden durch das intercalare Wachstum der Inflorescenzaxe verursacht, wobei die erste Primanblüthe oft weit von dem Zweige zu stehen kommt. Dabei bilden sich bei der Primanblüthe nicht immer Blüten niederer Ordnungen und bei der Bildung der letzten Primanblüthenhöcker entwickeln sich gewöhnlich keine solche, so dass das Ende der Inflorescenz nur einzeln auf der Axe stehende Blüten trägt und so das Aussehen einer Traube bekommt. Die Spitze der Inflorescenzaxe wird zuletzt ebenso wie bei *U. dioica* von einer Bractee eingenommen, welche auf solche Weise das Wachstum der Axe begrenzt. Das geschieht noch ehe die Inflorescenzen ein Viertel ihrer definitiven Grösse erreicht haben. Die spätere Verlängerung der Inflorescenzen beruht also auf intercalarem Wachstum. — Der Unterschied zwischen den männlichen und weiblichen Inflorescenzen ist bei *U. cannabina*, sowie bei *U. dioica* und *U. magellanica* nicht bedeutend. Dagegen unterscheiden sich bei *U. membranacea* die erwachsenen weiblichen Inflorescenzen ziemlich stark von den männlichen. *U. membranacea* verdankt ihren Namen der breitgeflügelten Inflorescenzaxe, auf deren Rückenseite die Blüten stehen. Die Entwicklungsgeschichte der Inflorescenzen dieser *Urtica* ist von Schumann (I, S. 246) geschildert worden. Nach ihm entstehen die Primordien der Blüten acropetal auf der Axe, auf deren Flanken hinfällige Blattgebilde auftreten. Neben diesen Primordien entstehen in Folge des intercalaren Wachstums der Axe freie Räume, die von neuen Blüthenhöckern eingenommen werden, die ohne jede Regelmässigkeit angeordnet sind. Die Axe selbst ist nach Schumann, in Uebereinstimmung mit anderen Morphologen (Engler I), „handförmig“.<sup>1)</sup>

Ich fand die Entwicklung der Blütenstände von *U. membranacea* nicht so regellos, wie es Schumann schildert, und meine Zeichnungen stimmen vollständig mit den mir von Prof. Goebel übergebenen überein. Die ersten Stadien der Entwicklung stimmen ganz mit *U. dioica* überein; wenn der Inflorescenzhöcker schon eine längliche Form hat, sieht man die ersten Primordien acropetal entstehen (Taf. IX—X Fig. 5), und zwar, wie es auch Schumann betont, vor der Anlage der Bracteen (Schumann's Blattgebilden). Die Inflores-

---

1) Ob auch Weddel (I, S. 18) in solchem Sinne von einem „rachis aillé“ spricht, kann ich nicht sagen.



cenzaxe wächst nicht nur mit der Spitze, sondern auch intercalar, was erstens das Wachsen der Bracteen parallel der Längsaxe und zweitens das Entstehen neuer Primordien, die aber jetzt basipetal entstehen, zur Folge hat (Taf. IX—X Fig. 6—7). An einer oder an beiden Seiten jedes Primordiums entstehen neue Höcker, die also cymöse Partialinflorescenzen bilden (Taf. IX—X Fig. 10). Die Bracteen wachsen zusammen und bilden so die sogenannte „bandförmige“ Axe, die eigentlich nur „geflügelt“ ist. Die Bracteen bleiben aber nur bei männlichen Blütenständen erhalten, dagegen sind sie bei weiblichen meist hinfällig. — Die ersten Stadien der Entwicklung weiblicher Inflorescenzen stimmen mit den männlichen überein (Taf. IX—X Fig. 8—9), aber schon bei der Anlage der ersten Perigonblätter wachsen die Blütenstiele sehr stark und die älteren Blüten überragen die Vegetationsspitze und schieben sie zur Bauchseite (Taf. IX—X Fig. 10—11). Dadurch wird die erste regelmässige cymöse Anlage der Blütenhöcker ganz und gar verwischt. Die Anlage neuer Blütenhöcker scheint bei weiblichen Inflorescenzen nicht so lange zu dauern, wie bei den männlichen, bei welchen später auch keine Regelmässigkeit in der Blütenanordnung zu finden ist. Jedoch zeigt jeder Querschnitt durch eine mittelgrosse männliche Inflorescenz ganz deutlich, dass neue Blüten cymös angelegt werden (Taf. IX—X Fig. 12).

So haben wir innerhalb einer Gattung ganz verschieden ausgebildete Blütenstände. Die grösste Dorsiventralität zeigt *U. membranacea*, bei welcher auch das intercalare Wachsthum der Axe anfängt, noch ehe die Gewebe den embryonalen Charakter verloren haben, was zur Folge die obenerwähnte Einschaltung neuer Blütenhöcker hat. Dass von diesen Inflorescenzen die von *U. dioica* und *U. cannabina* abgeleitet werden können, ist wohl ganz begreiflich, da ja der Unterschied zwischen diesen beiden Inflorescenzen gar nicht gross ist; dagegen ist doch zwischen den Inflorescenzen von *U. dioica* und *U. cannabina* und den dorsiventral verzweigten von *U. pilulifera* eine Kluft, da die Anordnung der Blütenhöcker bei den ersten ganz anders als bei den zweiten ist. Darum kann man a priori nicht sagen, ob nicht vielleicht durch geeignete Cultur, also auf experimentellem Wege, die Arten mit dorsiventralen Inflorescenzen zur Bildung von Dichasien gezwungen werden können. Die Fälle von *U. pilulifera* und *U. Dodartii* scheinen jedenfalls für solche Möglichkeit zu sprechen. Einen Uebergang von verzweigten Inflorescenzen von *U. Dodartii* und *U. pilulifera* finden wir aber in der Gattung

### Laportea.

Die Entwicklungsgeschichte der Blütenstände von *L. canadensis* ist schon von Goebel (II, S. 37)<sup>1)</sup> beschrieben worden und ich habe nichts Wesentliches hinzuzufügen. Dagegen scheinen die Inflorescenzen von *Laportea Gigas*<sup>2)</sup> in der Hinsicht anders gebaut zu sein, dass hier Dichasien auf dorsiventral verzweigten Aesten zusammengebracht sind. Die Anfangsstadien scheinen nach den schon älteren Inflorescenzen, die ich untersuchen konnte, dieselben wie bei *L. canadensis* zu sein, das Wachsthum der Aeste und der Axe werden durch die Bildung einer dichasialen Partialinflorescenz begrenzt. Dasselbe habe ich auch bei einer unbestimmten *Urera*-Art gefunden, wo die Inflorescenzen aber sehr schwach waren und nur zwei oder drei Blütenknäuel entwickelten.

### Fleurya.

Ich konnte nur eine in Br. Guiana von Prof. Goebel gesammelte Art untersuchen — *Fleurya cordata* Gaud. Die Inflorescenzen dieser Art werden so von Weddel beschrieben: . . . „cymulis alternis bis terve dichotomis deinque fastigiato vel fasciculato scorpioideis, explanatis . . . racemum subdistiche ramosum efformantibus“. Engler (I) nennt die Partialinflorescenzen „androgynae Blütenknäuel“, gibt aber die Abbildung von Weddel, wo die Dichotomie ganz scharf angegeben ist, ohne etwas darüber zu sagen, wieder. In der That ist aber eine so sonderbare Dichotomie gar nicht vorhanden. Der gemeinsame Anfang der Inflorescenz und der Laubknospe ist ein Primordium, auf welchem schon früh zwei schief nach vorn gestellte Vorblätter auftreten; dann theilt sich das Primordium in zwei Höcker, von welchen der eine die Inflorescenz, der andere die Laubknospe, die aber meist schwach entwickelt bleibt, geben. Der Inflorescenzhöcker wächst in die Länge und es treten auf seiner Rückenseite Höcker hervor, die mit den sich sehr schnell und stark entwickelnden Bracteen auftreten. Die Bracteen stehen, ebenso wie bei *Laportea*, schief zum Horizontalschnitt der Axe. Dann tritt auf dem Seitenhöcker, ebenso wie bei *Laportea Canadensis*<sup>3)</sup>, auf der dem Vegetationspunkte abgewendeten Seite eine Bractee auf und der Seitenhöcker wird durch eine Quersfurche in zwei neue getheilt, von welchen der innere die Primanblüthe bildet, der äussere weiter wächst und

1) Unter dem Namen *Urtica canadensis*.

2) Oder einer *Laportea*, die unter diesem Namen in botanischen Gärten cultivirt wird.

3) cf. Goebel II, Taf. IV, Fig. 67—68.



wieder ebenso sich theilt. Die Primanblüthe ist die Gipfelblüthe eines Dichasiums. Gewöhnlich sind die ersten Dichasien weiblich, dann aber sind die ersten Blüthen männlich, die übrigen weiblich; in den letzten Partialinflorescenzen überwiegen die männlichen Blüthen.

Beim späteren Wachsthum der Dichasien verschieben sich die Blüthenstiele auf solche Weise, dass sämmtliche Blüthen zuletzt in einer Ebene, die einen Winkel mit dem Horizontalschnitt der Inflorescenz bildet, zu stehen kommen und alle mit der Spitze nach hinten und unten gewendet sind (Taf. IX—X Fig. 19). Da die männlichen Blüthen früh abfallen, so bekommen die Inflorescenzen den Anschein dichotom getheilter Sprosse; aber auch das ungleiche Wachsthum verschiedener Zweige kann eine Verschiebung hervorrufen, die auch den Anschein dichotom getheilter Sprosse gibt, welche schon Weddell abzeichnete. Eine andere Eigenthümlichkeit der Blüthenstände von *Fleurya* ist die sehr starke Einkrümmung der Vegetationspitze auf die Bauchseite, was ihre Untersuchung, besonders bei älteren Stadien, sehr erschwert. Darum konnte nicht ermittelt werden, ob die ganze Inflorescenzspitze zur Bildung eines Dichasiums wie bei *Laportea* und *Urera* verbraucht wird, oder wie bei *Urtica* von einer Bractee eingenommen wird. Was die Entwicklung der weiblichen Blüthen betrifft (die männlichen sind ähnlich denen von *Urtica*) so sind die ersten Stadien dieselben wie bei *Urtica*: auf dem Blüthenhöcker entstehen zuerst zwei Perigonblätter ebenso wie bei *Urtica* (also z. B. anf der linken Seite der Inflorescenz zuerst das obere innere und dann das untere äussere) und dann die zwei anderen. Die starke Entwicklung des einen Paares der Perigonblätter, wodurch die Blätter von *Fleurya* *Polygala*-ähnlich werden, fängt nur zur Zeit der Befruchtung an, zu welcher Zeit auch das obere Perigonblatt kaputzenförmig wird.

### Girardinia.

Untersucht wurde nur eine Art: *Girardinia Leschenaultiana*, welche Prof. Goebel auf Ceylon gesammelt hat. Die Dorsiventralität der Inflorescenzen dieser Gattung ist schon von Weddell (I) bemerkt worden, welcher nach der Gattungsdiagnose folgende Bemerkung hinzufügt: „Groupe facilement reconnaissable à la physiognomie remarquable des panicules fructifères, toujours très denses et herissés de toutes parts de poiles roides et piquants. Si l'on dissequé la masse, en quelque sorte feutrée, d'une de ces panicules, on reconnaît, que les rameaux, qui la composent, en donnant naissance d'un

seul côté, à un grand nombre de poiles, ont été contraints de se recourber de l'outre, et la panicule tout entière, de se recroqueviller, en acquérant la densité particulière, qui la caractérise.“ Die Inflorescenzen selbst nennt Weddel (I, S. 18) „cymes scorpioides“, welche aus gewöhnlichen Cymen durch einseitigen Abort der Zweige entstanden sein sollen. In der That sind aber die Inflorescenzen von *Girardinia* schon von Anfang an dorsiventral. Ihre Entwicklungsgeschichte stimmt ganz mit der von Goebel für *Laportea canadensis* geschilderten überein, nur tritt bei *Laportea* später starkes interkalares Wachsthum der Axe und der Aeste auf, was bei *Girardinia* nicht der Fall ist. Dagegen wächst bei ihr die Vegetationsspitze viel länger und an verhältnismässig schon grossen Inflorescenzen werden an der Spitze der Axe und der Aeste neue Blüthenhöcker angelegt. Dadurch erhält der Blütenstand ziemlich ansehnliche Länge (10—15 cm), bleibt aber dabei dicht mit Blütenknäueln bedeckt. Die weiblichen Inflorescenzen sind gewöhnlich unverzweigt oder tragen am Grunde einige Zweige mit männlichen Blüten. Die Spitzen dieser männlichen Zweige und überhaupt männlicher Inflorescenzen krümmen sich, wie es Weddel bemerkt hat, stark zur Bauchseite, wodurch die ganze Inflorescenz wirklich sehr grosse Aehnlichkeit mit einem Borragoid erhält.

### Boehmeria.

Von dieser Gattung konnte ich drei Arten untersuchen, die ich im Würzburger Botanischen Garten Dank der Liebenswürdigkeit von Herrn Professor J. von Sachs sammelte: *B. cylindrica* Willd., *B. platyphylla* Don. et Ham., v. *japonica* (*B. spicata* Thunb.) und eine nicht ganz genau bestimmte Art, anscheinend *B. macrothyrsa* Weddel.

Die zwei ersten Arten unterscheiden sich sehr leicht von der letzten durch ihre lange, unverzweigte oder verzweigte Inflorescenzen, die von „Blütenknäueln“ bedeckt sind und als Aehren bezeichnet werden, wogegen bei *B. macrothyrsa* die Inflorescenzen dorsiventral gebaut erscheinen und an die von *Urtica dioica* erinnern. Bei allen Arten stehen die Inflorescenzen einzeln in den Blattachsen. Dies Verhalten der Inflorescenzen hat schon Eichler's Aufmerksamkeit auf sich gezogen, welcher Folgendes darüber schreibt (I, S. 54): „Zwar hat es zuweilen das Ansehen, als ob die Blütenstände direct aus den Achseln der Blätter kämen (Arten von *Boehmeria* u. a.); doch beruht dies in allen Fällen, die ich untersucht habe, darauf, dass der eigentliche Axillarspross verkümmert“. Auch Engler



(I, S. 102) schreibt: „Bei *Boehmeria nivea* findet man auch das sonst bei *Boehmeria* herrschende Verhalten, dass nur ein Blüthenspross in der Achsel des Laubblattes steht und neben diesem ist die Axe 2. Grades entweder schwach entwickelt oder ganz verkümmert.“

Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass sowohl diese Ansichten von Eichler und Engler, als auch überhaupt die morphologische Deutung der Inflorescenzen eines Theiles von *Boehmeria* unrichtig sind. So beschreibt Weddel (I) die Inflorescenzen von *B. cylindrica* wie folgt: „glomerulis spicatis, rarissime omnibus axillaribus; spicis simplicibus erectis, solitariis, apice nudis aut foliiferis.“ Die Abbildung (Weddel Taf. XI, Fig. 18) stellt gerade den letzten Fall, wo die Inflorescenz in einen blättertragenden Zweig übergeht, dar. Sonst stellen die erwachsenen Inflorescenzen männliche ganz kurze, weibliche lange Spindeln dar, die mit kleinen „Bracteen“ bedeckt sind, in deren Achseln die Blüthenknäuel stehen. Am Grunde der Inflorescenz stehen, wie es auch Weddel abgezeichnet hat, immer zwei Blüthenknäuel. — Der erste Anfang des Blüthenstandes ist auch hier ein breites wulstartiges Primordium, welches die Achsel des Blattes einnimmt. Das Primordium theilt sich, wie bei *Urtica*, in drei Höcker; der mittlere Höcker wird aber nicht zu einer Laubknospe, sondern wächst stark in die Länge und auf ihm entstehen zuerst zweizeilig angeordnete, dann sich etwas verschiebende, blattartige Gebilde, die obengenannten „Bracteen“. Die beiden Seitenhöcker geben zwei dichasiale Inflorescenzen, die im erwachsenen Zustande am Grunde der Aehre zu beiden Seiten sitzen. In den Achseln der blattartigen Gebilde der mittleren Inflorescenz treten wieder wulstartige Primordien auf, die sich wie das Hauptprimordium in drei Höcker theilen, von denen die beiden seitlichen — dichasiale Inflorescenzen, der mittlere — Laubknospe geben. Offenbar ist die sogenannte Aehre von *B. cylindrica* nichts anderes als ein blüthentragender, mit Hochblättern bedeckter Spross, an dessen beiden Seiten zwei dichasiale Inflorescenzen sitzen; die Partialinflorescenzen aber sind keine Blüthenknäuel (Weddel, Engler), sondern je zwei Dichasien mit einer Laubknospe in der Mitte. Die zweizeilige Anordnung der Hochblätter ist Folge der starken Entwicklung der Primordien, wie wir es auch später bei *Humulus Lupulus* sehen werden (Taf. IX—X Fig. 26, 27). Wird die Spitze der Inflorescenz von grünen nicht blüthentragenden Blättern eingenommen, was in der Natur bei *B. cylindrica* sehr oft vorzukommen scheint, so stehen sie wie gewöhnliche Laubblätter decussirt. *B. platyphylla* hat ebenso gebildete Inflorescenzen wie

*B. cylindrica*; der Unterschied ist nur der, dass hier gewöhnlich keine Dichasien am Grunde der Inflorescenz auftreten. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass hier das ganze Primordium ohne sich zu theilen stark wächst und auf ihm, wiederum zweizeilig, die Hochblattanlagen auftreten. Die ersten 2—4 Blätter sind steril. Einmal fand ich jedoch eine Inflorescenz, an deren Grunde zwei Dichasien standen, so dass vollkommene Aehnlichkeit mit *B. cylindrica* vorlag. Hier kann also das Primordium entweder sich in drei Theile theilen oder ohne sich zu theilen direct als Axillarspross wachsen.

Bei verzweigten Inflorescenzsprossen von *B. platyphylla* sind die Zweige ebenso gebaut wie die Inflorescenzaxe I. Grades. Aus derselben Sprossnatur der Inflorescenzen wird auch verständlich, dass bei einigen Varietäten die Inflorescenzsprosse die enorme Länge bis zu 1 m erreichen können (Weddell I, S. 18), was ja bei eigentlichen Inflorescenzen nur selten vorkommt (z. B. bei Orchideen). Dagegen sind die Inflorescenzen von *B. macrothyrsa*, wie gesagt, dorsiventral gebaut. Ihre Inflorescenzen stehen auch einzeln in den Achseln der zerstreuten Blätter und die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass auch hier das ganze Primordium zur Bildung der Inflorescenz in Anspruch genommen wird. Die Entwicklungsgeschichte der Inflorescenzen stimmt vollkommen mit denen von *Laportea* und *Fleurya* überein, nur sind hier die Vegetationsspitzen der Aeste und der Hauptaxe nicht so stark zur Bauchseite eingebogen.

Ob jetzt alle *Boehmeria*-Arten mit decussirten Blättern Inflorescenzsprosse, dagegen die mit zerstreuten Blättern dorsiventrale Inflorescenzen haben, kann ich auch aus Mangel an Material nicht sagen; soweit ich es aber an Herbarexemplaren sehen konnte, scheint es doch der Fall zu sein. Nicht zu ermitteln war es auch für mich, ob nicht die oder jene Inflorescenzform mit der Blattanordnung in irgend welchem Zusammenhange steht.

### Elatostemum

ist eine der interessantesten Gattungen der Urticaceen. Auch ihre Inflorescenzen boten für unsere Zwecke zweifaches Interesse; erstens weil man überhaupt gar nichts von ihrer Entwicklungsgeschichte weiss und zweitens, weil gerade diese Inflorescenzen der vergleichenden Morphologie die grösste Stütze gaben, um auch die Blütenstände von *Dorstenia* als Dichasien zu deuten. In der That sehen die Inflorescenzen von *Elatostemum*, so z. B. die auf Taf. IX—X Fig. 13 abgebildete von *E. surculosum*, sehr denen von *Dorstenia* ähnlich.



Mir zur Untersuchung stand eine Anzahl von Arten, die von Prof. Goebel auf Java und Ceylon gesammelt wurden: *E. sessile* J. R. et H. Forst., *E. rugulosum* Cunningh., *E. paludosum* Micq., *E. dissectum* Weddel, *E. surculosum* Wight und *E. acuminatum* Brogn.<sup>1)</sup>

Im erwachsenen Zustande sehen die Inflorescenzen aller dieser Arten ziemlich verschieden aus, die Entwicklungsgeschichte zeigt aber, dass das nur verschiedene Ausbildungen der dichasialen Inflorescenzen sind. Die ersten Stadien der Entwicklung der Inflorescenzen sind bei allen Arten fast gleich. In der Achsel des Blattes, oder vielmehr der achsilären zusammen gewachsenen Nebenblätter, entsteht ein breiter Höcker, auf dessen einer Seite dann eine Blattanlage sichtbar wird. Dann theilt sich das Primordium in zwei Höcker und entsprechend der ersten Blattanlage entsteht auf der anderen Seite des getheilten Primordiums eine zweite (Taf. IX—X Fig. 17). Der eine Höcker, bei der ersten Blattanlage, wird zur Inflorescenz, der zweite zur Laubknospe. Es kommen aber Fälle vor (so bei *E. maculatum*), wo, ähnlich wie es Baillon (III) für *Broussonettia* beschreibt, beide Höcker zu Inflorescenzen werden. Der Inflorescenzhöcker gibt ein Dichasium, bei welchem aber die Aeste höheren Grades die Gipfelblüthe überragen; auf diese Weise kommt die Gipfelblüthe des Dichasiums zwischen die Aeste eingeklemmt. Wenn die erste Blüthe des Dichasiums angelegt ist, erscheinen unter ihr zwei Bracteenanlagen, die zusammen mit über ihnen auftretenden Höckern zweiten Grades stark in die Breite und Länge wachsen. Auf diesen jetzt noch kalottenförmigen Höckern bildet sich wiederum je eine Gipfelblüthe und unter jeder Gipfelblüthe wieder zwei Bracteen, in deren Achseln wieder zwei Höcker sichtbar werden. Nun wachsen diese vier Höcker sammt den an sie angewachsenen Bracteen sehr stark und es bildet sich ein vier- (resp. acht-)theiliger Inflorescenzboden, wo neue Blüthenhöcker auftreten, die alle, soweit man es noch unterscheiden kann, dichasial angelegt werden. Wegen des starken Wachstums der Bracteen und des Inflorescenzbodens erscheinen später die ersten drei (selten auch sechs) Blüthen gewöhnlich viel niedriger zu stehen als die übrigen und darum theilen sich die

---

1) Ich muss aber bemerken, dass fast die Hälfte der Pflanzen nicht ganz zu den Artendiagnosen passte; besonders war es die Grösse der Nebenblätter und die Beschaffenheit der Involucralblätter der Inflorescenzen. Auch treten an Alkoholmaterial häufig an Blättern durchscheinende Punkte in grösserer oder kleinerer Anzahl hervor, die in den Beschreibungen gar nicht erwähnt werden und Wasserspalten sind, wie sie für *Urtica dioica* und *U. urens* schon von Vöchting beschrieben sind.

Inflorescenzen sehr leicht in zwei, vier, sogar acht Theile. Das Auftreten der späteren Blüthen ist nicht zu verfolgen, da der ganze Inflorescenzboden durch die Bracteen verdeckt wird. Das verschiedene Aussehen der erwachsenen Inflorescenzen beruht auf verschiedener Entwicklung der ersten Bracteen: entweder wachsen die beiden Bracteen sehr stark und hüllen die ganze Inflorescenz ein (so bei *E. maculatum*) (Taf. IX—X Fig. 14, a, b), oder sie bleiben klein und sind an erwachsenen Inflorescenzen kaum zu sehen (*E. macrophyllum*) (Fig. 13).

So wie geschildert, entwickeln sich alle von mir untersuchten weiblichen Inflorescenzen und einige männliche. Bei anderen männlichen Inflorescenzen findet die Erweiterung des Inflorescenzbodens nicht statt und sie erhalten das Aussehen gewöhnlicher Cymen.

Was jetzt die Gipfelblüthen betrifft, so sind sie gewöhnlich bei den weiblichen Inflorescenzen weiblich, bei männlichen männlich; bei *E. surculosum* aber kommen gemischte Inflorescenzen vor, indem die eine oder drei bis sieben ersten Gipfelblüthen männlich, die übrigen weiblich sind. Solche Inflorescenzen waren auch nicht wie die rein weiblichen sitzend, sondern kurz gestielt.<sup>1)</sup>

Wir haben also bei *Elatostemum* wirklich Dichasien, deren Aeste durch das Verwachsen mit Bracteen eigenthümliche Ausbildung als flacher Blütenboden erfahren; nichtsdestoweniger ist aber die dichasiale Anordnung der Blüten erhalten (Taf. IX—X Fig. 16).

Ähnlich wie bei *Elatostemum* geht auch die Entwicklung der Inflorescenzen bei der Gattung

### Procris.

Ich konnte die Entwicklungsgeschichte der Inflorescenzen<sup>2)</sup> bei zwei Arten untersuchen: *P. frutescens* Wedd. und *P. cuneata* Blume, beide von Prof. G o e b e l auf Java gesammelt. Die ersten Stadien sind ebensolche wie bei *Elatostemum*; an dem Primordium treten ebenso Bracteen auf und es entstehen auf ihm zwei Höcker — Inflorescenz und Laubknospe. Der Inflorescenzhöcker bildet am Gipfel eine Blüthe, unter welcher zwei Bracteen entstehen, in deren Achseln je ein Blütenhöcker sichtbar wird. Von hier an beginnt der Unterschied von *Elatostemum*, indem hier die Bracteen nicht mit den Blütenhöckern verwachsen, sondern der ganze Grundtheil des Inflorescenz-

---

1) Bei einer anderen Art (*E. maculatum*) waren die (1—3) Gipfelblüthen regelmässig in Zooecideen verwandelt, die das Aussehen von Blüten bewahrt haben (Taf. IX—X Fig. 14—15).

2) Nur weiblicher.



höckers stark wächst und in einen halbkugelförmigen Blütenboden sich verwandelt, so dass die Gipfelblüthe bei *Procris* nicht wie bei *Elatostemum* zwischen die Inflorescenzäste kommt, sondern die Spitze der Inflorescenz einnimmt. Die Blüten werden auch hier, soweit man es nach der Anordnung der den Inflorescenzboden und die Blütenanlagen verdeckenden Bracteen urtheilen kann, dichasial angelegt. Die Bracteen bleiben verhältnissmässig klein und die ersten sechs erfahren nicht solche Grössenzunahme, wie bei *Elatostemum*. Im erwachsenen Zustande ist der Rand der Inflorescenz von *Procris* von winzig kleinen schuppenförmigen Blattgebilden eingenommen. Ich kann nicht sagen, ob das Blütenbracteen sind oder Neubildungen hier vorkommen. Es scheinen aber nicht immer die Anfangsstadien der Inflorescenzen reine Dichasien zu geben, denn manchmal scheint die erste Gipfelblüthe, wie es auf Taf. IX—X Fig. 18 abgebildet ist, sich nicht auszubilden. Waren es Ausnahmefälle oder kommt solcher Abort der Gipfelblüthe auch öfters vor, das konnte ich nicht feststellen. Ebenso kann man nicht sehen, ob auch die weiteren Blütenanlagen dichasial sind, da alles von den Bracteen verdeckt wird.

### Humulus.

Die Blütenstände des Hopfens sind schon von einer Anzahl Botaniker untersucht worden und Eichler bespricht sie in seinen Blüthendiagrammen sehr ausführlich und gibt auch einen Aufriss des Blütenstandes von *Humulus*.<sup>1)</sup> Die Angaben von Eichler sind getreu von Engler in seiner Bearbeitung der Moraceen (I) widergegeben. Eichler beschreibt die männlichen Inflorescenzen von *Humulus Lupulus* wie folgt: „Sie sind von Rispenform, ihre Primanaxe ist unbegrenzt und trägt nach zwei gewöhnlich unterdrückten, bloss an ihren Achselsprossen zu constatirenden Vorblättern einige auf ihre Stipeln reducirte Blätter, aus deren Winkeln schrittweise kleiner werdende Rispenzweige hervorgehen. Nur die zwei untersten Zweige, welche zugleich einander antidrom sind, haben eine Mittel- und Endblüthe, die folgenden über die Stipelpaare nicht; diese sind vielmehr als Zweige eines unterdrückten Mitteltriebes zu betrachten und zwar aus den Axen von dessen gleichfalls unterdrückten Vorblättern. Es sind ihrer daher entweder je zwei vorhanden, oder im oberen Theil der Rispe nur einer.“ Ueberhaupt ist nach Eichler die ganze Rispe von *Humulus* einem Bereicherungszweige von *Urtica*

1) Was die ältere Litteratur betrifft, so verweise ich auf Eichler's Blüthendiagramme.

äquivalent und „unterscheidet sich von demselben nur dadurch, dass die bei *Urtica* laubigen Blätter hier auf ihre Stipeln reducirt und ausserdem wechselständig sind.“ Aber schon der Aufriss der männlichen Inflorescenz liess vermuthen, dass in der That die einzelnen Rispenzweige keine Dichasien mit Wickeltendenz, bei welchen die Mittelblüthe fehlt, sondern analog den Blütenständen von *Boehmeria* gewöhnliche Dichasien mit einem Bereicherungsspross in der Mitte sind. Es schien also geboten, diese Inflorescenzen noch einmal zu untersuchen.

Untersucht wurden die männlichen<sup>1)</sup> Inflorescenzen beider Arten von *Humulus*: *H. Lupulus* und *H. japonicus*.

Die Inflorescenzen stehen bei *H. Lupulus* zuerst in den Achseln gewöhnlicher, weiter zur Spitze in den Achseln reducirter Blätter. Der Anfang der Inflorescenz ist auch hier ein wulstartiges Primordium (Taf. IX—X Fig. 22), an welchem schon früh zwei Vorblätter ( $\alpha$  und  $\beta$ ) auftreten (Taf. IX—X Fig. 23). Ebenso gebaut ist auch das Primordium des vegetativen Zweiges; der Unterschied zwischen beiden tritt erst nach der Anlage der Vorblätter hervor, da in deren Achseln bei Inflorescenzprimordien sogleich zwei Seitenhöcker auftreten, die stark wachsen und schnell die Grösse des mittleren Höckers erreichen (Taf. IX—X Fig. 24—25). Die Seitenhöcker werden auch bei vegetativen Primordien angelegt, jedoch viel später. Sie geben zwei Laubknospen, welche klein bleiben und nur wenn der Mittelspross beseitigt wird, zur Entwicklung kommen. An alten Zweigen sind sie auch später gar nicht zu finden. Die weitere Entwicklung des Inflorescenzprimordiums geht so, dass der mittlere Höcker sich in einen Inflorescenzspross, die beiden seitlichen bei den ersten Blütenstandsanlagen auch in Sprosse, weiter zur Spitze der Hauptaxe in Dichasien verwandeln. Um die ganze Complicirtheit eines solchen Blütenstandsprosses verständlich zu machen, gebe ich folgendes Schema, welches nach einem jungen Stadium zusammengestellt ist. Entfernen wir an einem Hopfensprosse, wie er auf Taf. IX—X Fig. 20 abgezeichnet ist, die interpetiolaren Nebenblätter und das Blatt, so werden wir in der Achsel des Blattes einen starken mittleren Spross mit zwei seitlichen schwächeren, die in den Achseln

---

1) Auf die Untersuchung der weiblichen Inflorescenzen konnte ich um so mehr verzichten, da sie schon von Prof. Holzner, dessen Liebenswürdigkeit ich auch das reiche Untersuchungsmaterial von *H. Lupulus* verdanke, beschrieben worden sind.

2) Die Vorblätter fallen früh ab und sind an erwachsenen Inflorescenzen nicht zu finden.



zweier Vorblätter<sup>1)</sup> ( $\alpha$  und  $\beta$ ) stehen, finden. Das Diagramm macht die Anordnung der einzelnen Theile verständlich. Wie man sieht, sind die Blätter an solchem Inflorescenzsprosse zweizeilig angeordnet; bei der Streckung des Sprosses erscheinen sie in Folge der Drehung der Axe spiralig, was auch schon Wydler bemerkt hat.

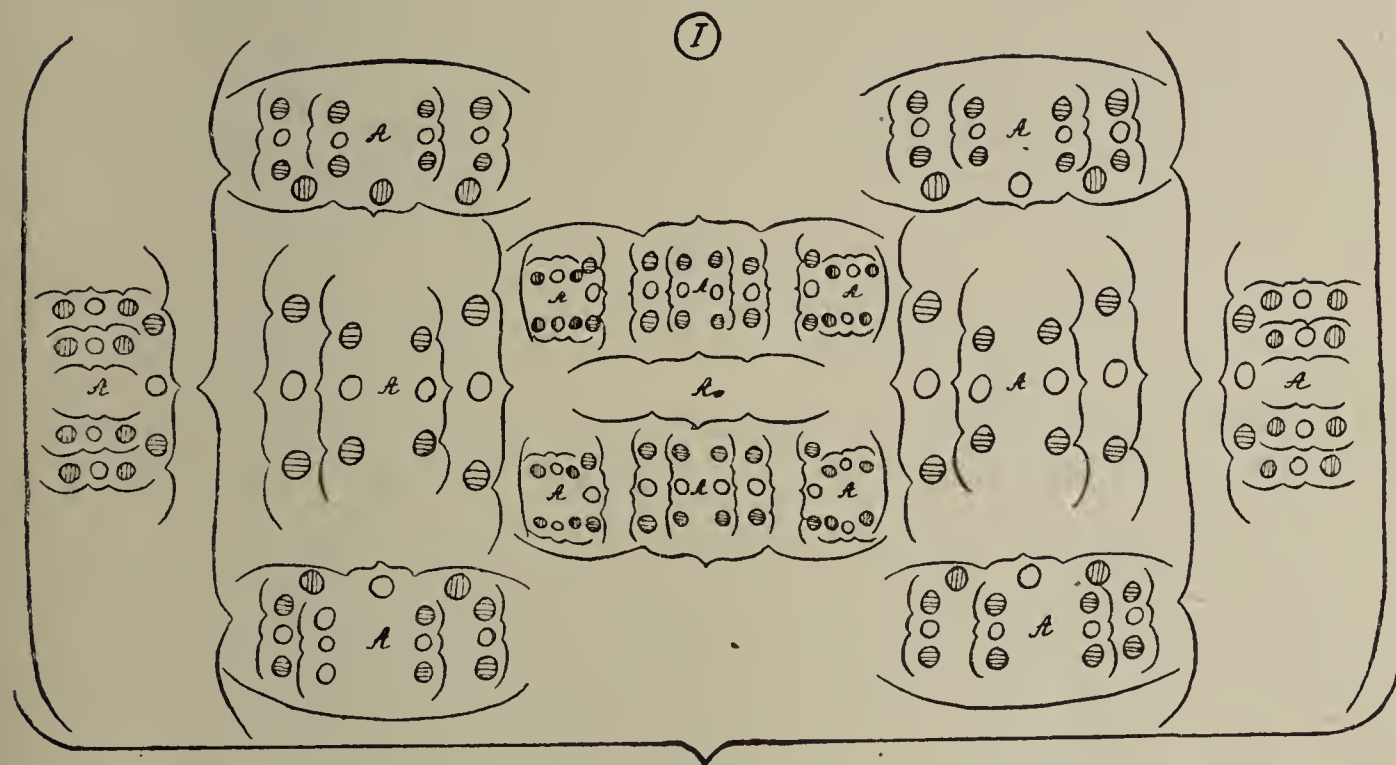


Diagramm eines Inflorescenzsprosses von *Humulus Lupulus*. Die schraffirten Kreise bedeuten die Inflorescenzen, die weissen — die Stellen der Bereicherungssprosse. Gebrochene Klammern bedeuten Blätter; die gebogenen Linien an ihren Seiten Nebenblätter. Die allmähliche Verkleinerung der Blätter ist durch die Grösse der Linien angegeben. Die Anordnung der einzelnen Inflorescenzen ist in der Natur nicht so regelmässig, wie angegeben, infolge mechanischer Verschiebungen.

Die Zweizeiligkeit der Blütenstandsblätter beruht nicht auf einem Abort der decussirten Blätter des Hopfens, sondern ist eine rein mechanische Folge der starken Entwicklung der Blütenstandsprimordien in den Achseln der Blätter und des Druckes, welchen die Blütenstandssprosse seitens der Vorblätter und der ersten Blätter des Sprosses zu erleiden haben (Fig 26—28). Eine interessante Umwandlung erleiden die Blätter und Nebenblätter an den Blütenstandssprossen: die Nebenblätter sind an vegetativen Axen interpetiolar, an den Blütenstandssprossen sind sie frei und es sind alle Uebergänge von interpetiolaren Nebenblättern zu freien zu finden. Ausserdem werden die Blätter an den Blütenstandssprossen nach und nach reducirt (was auch am Diagramm durch verschiedene Grösse der Linien angegeben ist) bis nur scheinbar die Nebenblätter allein bleiben; die mikroskopische Untersuchung lehrt

1) Die Vorblätter fallen später ab und sind an erwachsenen Inflorescenzen nicht zu finden.

aber, dass hier immer das Blatt früher als die Nebenblätter angelegt wird und nur sich nicht weiter entwickelt (Taf. IX—X Fig. 28—29). Dieses Verhalten der Blätter von *Humulus Lupulus*, sowie auch von *H. japonicus* und *Cannabis sativa*, ist um so interessanter, da Schumann (I, S. 229) aus seinen Untersuchungen an *Corchorus* und an Rubiaceen den Schluss zieht, dass „wenn Blätter, welche mit Nebenblättern versehen sind, in ihrer Ausgliederung eine Reduction erfahren, zuerst die Stipeln in Wegfall kommen“. Offenbar, wie auch bei so vielen anderen Pflanzenorganen, kann auch bei Blättern mit Nebenblättern die Reduction in zwei entgegengesetzten Richtungen gehen.

In der Achsel jedes reducirten oder nicht reducirten Blattes entsteht ein wulstartiges Primordium, welches sich in drei Höcker theilt. Die zwei seitlichen Höcker geben bei den unteren Blättern Inflorescenzsprosse (vgl. Diagramm), bei den oberen dichasiale Inflorescenzen. Auch die mittleren Höcker verhalten sich verschieden, indem sie bei den unteren Blättern zu blühenden Sprossen sich entwickeln, dagegen bei oberen schwache Laubknospen bilden. Solche Inflorescenzsprosse stehen in den Achseln aller oberen Blätter der Hauptaxe, jedoch nimmt ihre Complicirtheit der Spitze zu mehr und mehr ab, bis in den Achseln der obersten reducirten Blätter nur zwei dichasiale Inflorescenzen mit einer Laubknospe auftreten; dann theilt sich das Primordium nur in zwei Höcker und in den Achseln stehen nur zwei Inflorescenzen, und endlich theilt sich das Primordium gar nicht mehr und verwandelt sich ganz in ein wenigblüthiges Dichasium. Ebenso wie an der Hauptaxe geht auch die Reduction an den achsillären Inflorescenzsprossen und dadurch erhalten sowohl diese Sprossen als auch der ganze Blütenstand von Hopfen ihr pyramidales Aussehen.

Wenn wir jetzt den ganzen blühenden Spross von *Humulus Lupulus*, so wie es Eichler thut, mit *Urtica urens* vergleichen, so ist die Analogie in dem Sinne vollständig, weil auch hier in den Achseln der Blätter je zwei Dichasien mit einem Bereicherungsspross stehen. Bei *Urtica urens* aber geht die Reduction niemals so weit wie bei den letzten Partialinflorescenzen von *Humulus* und sogar die letzten Blütenstände stehen zu zwei an beiden Seiten des Bereicherungssprosses. Die anfangs dichasial angelegten Partial-Inflorescenzen von *H. Lupulus* werden beim späteren Wachsthum verschoben, so dass die Inflorescenz das Aussehen eines Sympodiums bekommt, ähnlich wie bei *Cannabis sativa* (Taf. IX—X Fig. 21).

Die männlichen Inflorescenzen der anderen Hopfenart, *H. japonicus*, sind eigentlich ebenso wie die von *H. Lupulus* gebaut, nur dass sie



nicht so complicirt sind. In den Achseln der oberen Blätter bilden sich auch hier Primordien, an denen zwei Vorblätter erscheinen, in deren Achseln zwei Seitenhöcker auftreten; der mittlere Höcker gibt einen Inflorescenzspross, die beiden seitlichen zwei Dichasien. Der Inflorescenzspross hat zweizeilige, ebenso wie bei *H. Lupulus* reducirte Blätter, in deren Achseln wieder zwei Dichasien mit einer Bereicherungsknospe stehen; es kann aber an kräftigen Axen und bei unteren blüthentragenden Blättern die Bereicherungsknospe wieder sich in einen Spross verwandeln.

### Cannabis.

Die Inflorescenzen von *Cannabis sativa* unterscheiden sich durch Nichts von denen von *H. japonicus*, nur dass ich an den Primordien keine Vorblätter sehen konnte. Auch die Reduction der Blätter geht ebenso wie bei *Humulus*. Nur tritt hier viel öfter der Fall ein, dass das Primordium sich nur in zwei Höcker theilt; hiebei entwickelt sich der eine Höcker an unteren Blättern in einen blüthentragenden Bereicherungsspross, der andere in eine dichasiale Inflorescenz; an oberen Blättern werden beide Höcker zu Dichasien. Auch hier ist die Verschiebung der Dichasien sehr stark (Taf. IX—X Fig. 21) und da die Inflorescenzen ziemlich reichblüthig sind, so erhalten sie im erwachsenen Zustande das Aussehen complicirter Sympodien, wie sie bei Eichler (I) und auch Engler (I) in dem Aufriss der männlichen Inflorescenz des Hanfes dargestellt sind.

Im Grunde genommen ist also die Inflorescenz von *Humulus* und *Cannabis* ein Dichasium, welches wirklich als Axe 3. Grades in der Achsel des Vorblattes der Axe 2. Grades steht. Es kann aber ein ebensolches Dichasium sich unmittelbar aus dem ganzen oder der Hälfte des Primordiums bilden, wie es an Sprossenden vorkommt. Die verzweigten Inflorescenzsprosse von *Humulus* und *Cannabis* können mit verzweigten Inflorescenzen von *Boehmeria platyphylla* verglichen werden, nur dass bei ihnen die Metamorphose der Hochblätter nicht so weit gegangen ist.

Rein dichasiale Inflorescenzen, die in den Achseln gewöhnlicher Blätter sich befinden, sind auch bei der Gattung

### Memoralis,

von welcher ich die Art *M. Dalzellii* (?) <sup>1)</sup> untersuchen konnte. Die Zweige der dichasialen Inflorescenz sind sehr schwach entwickelt, da-

1) Im Münchener botanischen Garten unter dem Namen *Pouzolsia rexioides* cultivirt. Ob es wirklich die typische *M. Dalzellii* war oder eine Varietät, konnte ich nicht entscheiden.

gegen die Blütenstiele verhältnissmässig lang. Untersucht man ältere Inflorescenzen, so sieht man in der Achsel eines Blattes an beiden Seiten des Bereicherungssprosses zwei convexe Gewebepolster, auf welchen die neuen Blätter scheinbar regellos angelegt werden. Dagegen zeigen die ersten Stadien der Inflorescenzbildung, dass wir es mit reinen Dichasien zu thun haben. Auf solche Weise stellt *Memoralis* einen Uebergang von gewöhnlichen Dichasien, wie sie bei *Parietaria* und *Pellionia* (*P. Heyneana* u. *P. Doveauana*) sind, zu contrahirten Dichasien von *Elatostemum* und *Procris* dar.

### **Cecropia.**

Im erwachsenen Zustande stellen die Inflorescenzen von *Cecropia* bis zu 2 dm lange spindelförmige Gebilde dar, die dicht mit Blüten bedeckt und einer *Typha*-Inflorescenz sehr ähnlich sind. Solche Inflorescenzen stehen zu 2—60 auf einem gemeinsamen Stiel und sind in der Jugend von einem spathaförmigen scheinbar ganz geschlossenen Involucrum, welches später abgeworfen wird, umhüllt. Solche Stiele stehen zu zweien in den Achseln der Blätter. Trécul (II) nennt diese Inflorescenzen von *Cecropia* in seiner Monographie der Arto-carpeen „spicas 2—60 ex umbella dispositas“. Aber schon Eichler (I) vermuthet, dass die ersten Theilungen hier cymös seien und dass später Zusammenfliessen der Cymenzweige stattfindet. Die Entwicklungsgeschichte einer einzigen nicht näher bestimmten Art<sup>1)</sup>, welche von Prof. Goebel auf Java gesammelt war, bestätigt theilweise die Annahme Eichler's. — Der erste Anfang der Inflorescenzen ist auch hier ein breites Primordium in der Achsel des Blattes, an dem ein nach dem anderen zwei Höcker auftreten (Taf. IX—X Fig. 30), wodurch das Primordium in drei Höcker getheilt wird: zwei Inflorescenzen und einen Bereicherungsspross. Vorblätter sind keine. An jedem Inflorescenzhöcker, die ungleich gross sind, treten Blattanlagen hervor, zuerst an den äusseren Seiten, dann an den inneren (Taf. IX—X Fig. 31). Diese Blattanlagen berühren sich mit den Rändern und wachsen als eine Röhre über den Vegetationspunkt der Inflorescenz, der eine deutliche dichasiale Theilung zeigt, aus (Taf. IX—X Fig. 31). Die Röhre wächst später zum Involucrum oder „Bractea“ der Systematiker aus und besteht also aus zwei ersten zusammengewachsenen Bracteen der Inflorescenz (Taf. IX—X Fig. 33). Bei weiterem Wachsen geht die dica-

1) Nach den jungen Blättern und besonders nach dem charakteristischen Grübchen am Stamme und den Müller'schen Körperchen kann das *C. palmata* gewesen sein.



siale Theilung weiter und es entstehen drei Blüthen und vier Höcker des Dichasiums (Taf. IX—X Fig. 32). Bei dieser Art gehen die Theilungen nicht weiter, sondern jeder der vier Höcker wächst zu einem meristematischen spindelförmigen Gebilde aus, auf dessen Oberfläche, noch ehe es 1 mm lang ist, zahlreiche Blüthenhöcker ohne jede Regelmässigkeit auftreten. Die spindelförmigen Inflorescenzen sind nicht gleich gross, und legen sich fest an einander, im Ganzen ein elliptisches Gebilde bildend, welches fest vom Involucrum umschlossen ist (Taf. IX—X Fig. 34). Dadurch werden die Gipfelblüthen des Dichasiums, welche entgegen den übrigen gestielt sind, stark deformirt; es waren aber in den von mir untersuchten nur weiblichen Exemplaren die Fruchtknoten und Narben ganz normal entwickelt (Taf. IX—X Fig. 35). Zwischen den erst angelegten Blüthenhöckern treten jetzt in Folge des intercalaren Wachstums der ganzen Spindel neue Höcker, die alle freien Räume einnehmen. Aber schon an 1 cm langen Inflorescenzen kann man keine neuen Blüthenhöckeranlagen bemerken und, was bemerkenswerth ist, es stellen alle Blüthenhöcker scheinbar dasselbe Entwicklungsstadium dar. Es müssen also die secundären, tertiären u. s. w. Höcker schneller als die primären sich entwickeln. Zu dieser Zeit sind schon die Höcker in Spiralen gereiht; gleichzeitig sind auch die beiden Perigonblätter, die keine Orientierungsregelmässigkeit zur Inflorescenzaxe zeigen, angelegt.

Auf diese Weise lehrt die Entwicklungsgeschichte, dass die ersten Stadien bei der Bildung der Inflorescenzen von *Cecropia* wirklich dichasial sind. Wenn wir jetzt bedenken, dass die Zahl der Inflorescenzspindeln bis zu 60<sup>1)</sup> steigen kann, so kann man wohl annehmen, dass die Inflorescenzen von *Cecropia* phylogenetisch von dichasialen Inflorescenzen, z. B. solchen des *Elatostemum*, abzuleiten sind. Eine andere Frage ist es aber, ob man die Blüthenkolben als aus „zusammengeflossenen Cymenzweigen“ bestehend betrachten muss. Dass von einem wirklichen „Zusammenfliessen“ keine Rede sein kann, lehrt die Entwicklungsgeschichte: ein jeder Blüthenkolben ist ein meristematischer Körper, der intercalar wächst und eine Zeit lang den embryonalen Charakter der Gewebe behält. Was eigentlich auf die kleinere oder grössere Anzahl der Blüthenkolben von Einfluss ist, konnte ich nicht ermitteln; scheinbar ist es die Grösse des Involucrums, welches die weiteren dichasialen Theilungen der Höcker beschränkt.

1) *C. strigosa* Trécul, bei welcher auch die „bractea post anthesin bipartita“ ist (Trécul II).

Eine grosse Aehnlichkeit mit der Entwicklung der Inflorescenzen von *Cecropia* bietet die Entwicklung der Blütenstände von

### Artocarpus

dar. Der Unterschied besteht darin, dass die Inflorescenzen der von mir untersuchten *Artocarpus*-Art<sup>1)</sup> gewöhnlich einzeln in den Achseln der Blätter stehen und anstatt eines Involucrums einen dicken Wulst am Grunde der Inflorescenz haben. Es kommen aber Fälle vor, dass entweder zwei Inflorescenzen in der Achsel des Blattes sind, oder daselbst eine Inflorescenz und eine vegetative Knospe stehen (Taf. IX—X Fig. 39—40). Im ersten Falle sitzt entweder jede Inflorescenz auf ihrem Stiel und zwischen ihnen befindet sich eine vegetative Knospe, was die grösste Aehnlichkeit mit *Cecropia* gewährt (Taf. XI—XII Fig. 1), oder zwei Inflorescenzen sitzen gemeinschaftlich auf einem Stiel. Dabei ist die vegetative Knospe zwischen ihnen entweder vorhanden, oder fehlt. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass in der Achsel des Blattes ein Primordium steht, welches sich entweder (und das ist der gewöhnliche Fall) gar nicht theilt und unmittelbar zur Inflorescenz auswächst, oder in zwei oder drei Höcker getheilt wird. Wenn zwei Höcker vorhanden sind, sind sie entweder ziemlich gleich und geben wahrscheinlich zwei Inflorescenzen, oder ungleich (Taf. IX—X Fig. 36—37), wobei der kleinere eine Laubknospe gibt. Zuerst wächst das Primordium zu einem länglichen Körper und dann treten auf ihm zwei Bracteeanlagen hervor, die mit ihren Rändern sich berühren (Taf. IX—X Fig. 41) und später den grossen dicken Wulst am Grunde der Inflorescenz geben (Taf. XI—XII Fig. 1). Offenbar ist dieser Wulst ganz den spathaförmigen Bracteen von *Cecropia* analog. Die Ursache, warum diese Bracteen bei *Artocarpus* in ihrer Entwicklung stehen bleiben, ist gewiss die, dass die jungen Inflorescenzen genügend von grossen Nebenblättern geschützt werden (Taf. XI—XII Fig. 1). Die ersten Blüthenhöcker treten auch hier ohne jede Regelmässigkeit auf 1 mm langen Inflorescenzen auf. Später wächst die Inflorescenz intercalär und es treten secundäre und tertiäre Blüthenhöcker ganz wie bei *Cecropia* hervor. Dabei wachsen die später auftretenden Blüthenhöcker so schnell, dass sie einander zusammenpressen, wodurch die Anlage der Perigonblätter sehr unregel-

---

1) Von Prof. Goebel auf Java gesammelt. Die Art passt zu keiner bei King (II) beschriebenen zu; am meisten, nach den Blättern zu urtheilen, dem *A. integrifolia*, von dem die jungen Inflorescenzen sich durch dicke Vorblätter am Grunde des Kolben unterscheiden. Es war eine Kulturart, weil keine Fruchtknoten an weiblichen Blüten ausgebildet waren.



mässig wird (Taf. IX—X Fig. 38). Schon auf  $1\frac{1}{2}$ —1 cm langen Inflorescenzen scheinen alle Blüthenhöcker auf demselben Stadium der Entwicklung zu sein. Ein dauerndes Wachsthum des Grundes der Inflorescenzen, wie es Trécul (I, S. 185) angibt, konnte ich nicht bemerken und auch das Aufblühen wenigstens der männlichen Blüthen, geht nicht von oben nach unten, sondern unregelmässig: es blühen wahrscheinlich die erst angelegten Blüthen zuerst auf.

Was jetzt die Entwicklung der Blüthen anbetrifft, so konnte constatirt werden, dass die ganze Vegetationsspitze zur Bildung des einzigen Staubfadens verwendet wird (Taf. IX—X Fig. 42). Bei den weiblichen Blüthen wächst der ganze Blüthenboden in ein keulenförmiges Gebilde aus, dessen weiteres Schicksal mir unbekannt ist.

### Dorstenia-

Arten besitzen bekanntlich oft sehr merkwürdige und mannigfaltige Inflorescenzen (Taf. XI—XII Fig. 5—8), die von den Systematikern und Morphologen (Engler I, Baillon II, Pax I) bis jetzt als aus zusammengeflossenen und contrahirten Cymenzweigen bestehend gehalten werden, trotzdem Goebel (I) schon im Jahre 1880 nachgewiesen hat, dass eine solche Deutung mit den Thatsachen gar nicht im Einklange steht. In seiner genannten Arbeit unterwarf Goebel einer eingehenden Kritik die Deutung der Dorstenia-Inflorescenzen als Cymen, die Eichler (I) auf Grund der Untersuchungen von Baillon (III) ausgesprochen hat. Goebel hat die Entwicklung nur einer Art, *Dorstenia caulescens*, untersucht, bei dieser Gattung aber scheint eine jede Art in der Entwicklungsgeschichte der Inflorescenzen ganz bedeutende Verschiedenheiten aufzuweisen. Ausser Goebel haben die Entwicklungsgeschichte der Inflorescenzen von *Dorstenia* Trécul (I) und Baillon (III) beschrieben. Der erste untersuchte *D. Contrayerva* und zählte auch diese Inflorescenzen zu seinen „infloréscence centrifuges“, d. h. solchen, wo die Blüthenanlagen centrifugal von der Spitze der Inflorescenz einnehmenden ersten Blüthenanlage angelegt werden. Nach Trécul ist eine solche Inflorescenz keine einfache Cyme, sondern kann mit einer Inflorescenz von *Monarda didyma*, die aus einer die Axe begrenzenden Blüthe und zwei Seitencymen besteht, oder mit einer aus „grappes scorpioides“ bestehenden Inflorescenz von *Sempervivum* verglichen werden. Ebenso gebaut ist nach Trécul auch die Inflorescenz von *D. Ceratosanthes*. Dagegen hält Baillon, wie auch Eichler, die Inflorescenzen von *Dorstenia* für

echte Cymen, was er aus der Entwicklungsgeschichte von *D. Ceratosanthes* schliesst.

Ich selbst konnte die Entwicklungsgeschichte bei folgenden Arten studieren: *D. argentea*, *D. nervosa*, *D. caulescens*, *D. Dracaena*, *D. Contrayerva*, *D. erecta*, *D. Ceratosanthes v. multiformis* und *D. Massoni*.

Die Inflorescenzen aller dieser Dorstenien stehen einzeln in den Achseln der Blätter. Die ersten Entwicklungsstadien bei allen von mir untersuchten Arten sind fast gleich: In der Achsel des Blattes entsteht ein wulstartiges Primordium, welches sich in zwei ungleich grosse Höcker theilt; der grössere gibt die Inflorescenz, der kleinere die Laubknospe. Aber schon vor der Anlage des Primordiums treten (mit Ausnahme von *D. Massoni*) auf der Basis des Blattstieles zwei Blattanlagen hervor, die später die Inflorescenz und die Laubknospe einhüllen, gerade ebenso, wie die  $\alpha$ - und  $\beta$ -Vorblätter (Taf. XI—XII Fig. 15—17). Der Querschnitt nahe der Vegetationsspitze zeigt die Anordnung dieser Gebilde, die vielleicht mit den Stipellen mancher Blütenpflanzen verglichen werden können (Goebel, III, S. 233). — Der Inflorescenzhöcker wächst zu einem conischen Gebilde und von jetzt an treten Unterschiede zwischen verschiedenen Arten ein. Bei *D. argentea*, *D. nervosa* und *D. erecta*, welche kuchenförmige Inflorescenzen besitzen, wird die Thätigkeit des primären Vegetationspunktes sistirt und anstatt dessen tritt ein starkes Wachsthum einer kreisförmigen Zone unter ihm auf. Dadurch bekommt die Oberfläche des Höckers die Form einer etwas eingebogenen Scheibe (Taf. XI—XII Fig. 10). Am Rande dieser Scheibe, an der von der Laubknospe abgewendeten Seite, tritt die erste Blattanlage hervor. Auf der Laubknospe nimmt die erste Blattanlage die genau correspondirende Stelle ein (Taf. XI—XII Fig. 11). Die nächsten Blätter werden zuerst eins nach dem anderen angelegt; dabei wächst die Peripherie der Scheibe ganz regelmässig und so werden neue Räume geschaffen, wo neue Blattanlagen auftreten können. Darum treten auch dieselben später unregelmässig auf, wo Raum ist. Da die neuen Blattanlagen einzeln zwischen zwei schon vorhandenen auftreten, so kann man gewiss solchen Vorgang als Dichotomie des Vegetationspunktes betrachten, wie es auch Goebel, (I, S. 363) thut, obgleich man auch umgekehrt sagen kann, dass solche Dichotomie die Folge der Blattanlegung ist. Die Blattanlagen sind zuerst rund, wachsen aber schnell in die Breite und verdecken den Boden der Inflorescenz. Die Anlage der Blüthenhöcker fängt ungefähr zu der Zeit an, wo schon der Inflorescenzboden von sechs bis acht Bracteen verdeckt ist. Die erste Blüthe steht ungefähr im Centrum des Inflorescenzbodens; um



sie sieht man einige neue Höcker auftreten. Dabei bekommt man manchmal Bilder, die lebhaft an Cymenbildung erinnern (Taf. XI—XII Fig. 13) und die wohl auch bewegen könnten, die Inflorescenz von *Dorstenia* als Cymen ähnlich denen von *Elatostemum* zu deuten, aber bei derselben Art kann auch eine ganz andere Anordnung der ersten Blüthenhöcker auftreten (Taf. XI—XII Fig. 12), welche zur Cyme gar nicht passt. Zwischen diesen erst angelegten Blüthenhöckern treten dann wegen des intercalaren Wachstums des Blüthenbodens neue Höcker hervor, wie es schon Baillon (I, S. 228) und Payer gesehen haben. Die Anlage der nächsten Höcker geht centrifugal, was sich auch in der Anlage des ersten Perigonblattes äussert (Taf. XI—XII Fig. 14). Auch zwischen diesen werden neue Höcker eingeschaltet, aber nicht in grosser Anzahl.

Eine kleine Modificirung stellt die Entwicklung der Arten *D. Contrayerva*, *D. Dracaena* und *D. caulescens* dar. Die Anfangsstadien sind dieselben, aber es tritt keine peripherische Wachstumszone am Inflorescenzhöcker auf, sondern der Rand bei dem ersten Blatte wächst zunächst stärker; dadurch wird die Oberfläche der Inflorescenz schief zur vegetativen Knospe geneigt. Durch das spätere Drehen des Inflorescenzstieles kommt diese Oberfläche auf die Bauchseite, aber nicht von Anfang an, wie es Goebel angibt, der also nur mehr erwachsene Stadien zur Ansicht bekam. Das spätere Wachstum und die Anlage der Blätter stimmen mit dem schon von Goebel für *D. caulescens* beschriebenen überein (I, 363). Es treten Blattanlagen auf, welche eine Dichotomie der Vegetationspunkte veranlassen und in der von Goebel angegebenen Reihenfolge. Der einzige Unterschied der Arten *D. Contrayerva* und *D. Dracaena* von *D. caulescens* ist der, dass die durch die Dichotomie neu angelegten Vegetationspunkte sehr stark wachsen, wodurch die ganze Inflorescenzscheibe einen unregelmässig gelappten Rand bekommt. Die Vergrösserung der Scheibe geschieht durch das Wachstum der Vegetationspunkte und durch intercalirtes Wachstum. Die Anlage der Blüthenhöcker geschieht ebenso wie bei *D. argentea* u. a., aber merkwürdigerweise ist die Anlage der ersten Perigonblätter anders (was man aus der Fig. 14 b, Taf. XI—XII erschen kann); sie fällt aber, wie bei derlei Arten, auch hier mit der Richtung des stärksten Wachstums (schräg nach unten) zusammen.

Bei *D. Ceratosanthes* var. *multiformis* ist die Entwicklungsgeschichte viel mehr complicirt. Das Primordium theilt sich auch hier in zwei Höcker wie bei anderen Arten; die erste Blattanlage ist auch dieselbe; es wachsen aber die zwei durch die erste (analoge der

bei *D. caulescens* u. a.) Dichotomie angelegten Vegetationsspitzen sehr stark und bilden zwei kolbenförmige Körper. Auf der äusseren Seite, d. h. der, wo die erste Blattanlage kommt, treten dann neue Blattanlagen vor. Zuerst sind sie nur an den äusseren Flanken der Kolben zu sehen (Taf. XI—XII Fig. 18—19), dann treten sie auch auf den inneren auf. Das ganze Verhalten bei der Anlage der ersten Blattanlagen macht den Eindruck, als ob vor uns ein Sympodium wäre (Taf. XI—XII Fig. 20). Noch mehr wird dieser Eindruck dadurch gestärkt, weil die beiden Arme der Inflorescenz sich schräg nach Innen einbiegen, so dass sie sich endlich in Spiralen einwinden (Taf. XI—XII Fig. 22). Die beiden Arme wachsen auch intercalar und in die freien Räume werden neue Blattanlagen eingeschaltet (Taf. XI—XII Fig. 21), scheinen aber die Grösse der ersten Blattanlagen nicht zu erreichen. Auf diese Weise würden die grossen tentakelförmigen Auswüchse von *D. Ceratosanthes* nur von primären Blattanlagen gebildet. Die Blüten treten auf freiem Raum zwischen zwei Blattanlagenreihen auf. Ihre Reihenfolge und die Anlage der ersten Perigonblätter konnte ich wegen Mangel an Material nicht näher untersuchen. Die Untersuchung wird ausserdem ungemein erschwert dadurch, dass die Blattanlagen den ganzen Inflorescenzboden verhüllen und gar nicht wegzupräparieren sind und noch durch das hornartige Einwinden der beiden Arme.

Die Blütenstände von *D. Cerathosanthes* wurden früher als grosse Stütze für die Cymendeutung der Inflorescenzen, der sog. „Kuchen“, von *Dorstenia* angesehen. So sagt z. B. Eichler (I), indem er die Inflorescenzen von *Cecropia* und anderer aus zusammengeflossenen Cymen bestehend erklärt, „ähnlich dürfte es auch bei *Dorstenia* sein, nur dass hier der „Kuchen“ flach ausgebreitet ist; seine mitunter (z. B. bei *D. Ceratosanthes*) zweiarmige Form lässt einen dichasialen Anfang der Cyme vermuthen“. Die Entwicklungsgeschichte dieser Inflorescenzen wurde schon von Baillon (III, S. 227) studirt. Baillon hält die Inflorescenzen von *D. Cerathosanthes* für zusammengeflossen aus Cymenzweigen; es sollen aber nach ihm die beiden Arme der Inflorescenz durch das Querwachsen des Inflorescenzprimordiums zu Stande kommen: „plus tard c'est sur ses (du primorde) deux côtés, que le réceptacle s'évase en forme d'ailes et telle est l'origine de deux longues branches de l'espèce de fourche qu'il représente“. Eine Zeichnung, welche diese, man kann nicht sagen zu ausführliche, Beschreibung erläuterte, gibt Baillon nicht. Meine Beobachtungen zeigen aber zur Genüge, dass hier weder eine „évasion du réceptacle“ noch eine zusammengeflossene Cyme vorliegt.



Noch eine weitere Modification stellt die Entwicklungsgeschichte von *D. Massoni* dar<sup>1)</sup> (Taf. XI—XII Fig. 5). Auch hier sind die Anfangsstadien dieselben. Die erste Blattanlage wird ebenso angelegt wie bei den übrigen Dorstenien, es tritt aber keine Dichotomie des Vegetationspunktes ein, sondern die Blattanlage sammt den nächstliegenden Theilen wächst stärker, wodurch der Inflorescenzhöcker eine schiefe Oberfläche bekommt (Taf. XI—XII Fig. 24—25); dann wird gegenüber der ersten Blattanlage die zweite sichtbar und der obere Theil des Höckers wächst sehr stark in der Richtung der zwei Blattanlagen und ausserdem intercalar (Taf. XI—XII Fig. 26). Auch die beiden Flanken, dorsale und ventrale, fangen an zu wachsen und überwölben so den Inflorescenzboden (Taf. XI—XII Fig. 27), wo die Blüthen angelegt werden. Später wächst der Blüthenboden stark intercalar und auf solche Weise kommen die schon mit Perigonblättern versehenen Blüthen zum Vorschein (Taf. XI—XII Fig. 28). Die beiden Blattanlagen wachsen ungleich stark — die obere stärker — und bleiben rund; in der oberen werden Gefässbündel angelegt und sie gibt diesen biologisch ganz räthselhaften Appendix der Inflorescenz. Was die Entwicklung der Blüthen anbetrifft, so konnte ich nur sehen, dass die ersten Blüthenhöcker in einer Längsreihe angelegt werden, die Entwicklung der Blüthen selbst unterscheidet sich nicht von der der übrigen Dorstenien.

Wenn wir jetzt versuchen, trotz der so grossen Verschiedenheit der Inflorescenzen, sie doch zu einem gemeinsamen Typus zurückzuführen, so kann man eigentlich sehr verschiedene Schemata construiren. Am besten scheint mir doch von solchen Inflorescenzen auszugehen wie *D. erecta*, *D. nervosa* und *D. argentea*. Wenn wir uns vorstellen, dass das Wachsthum der Vegetationspunkte und der angrenzenden Theile bei der ersten Blattanlage etwas stärker wird, so wird die schiefe Oberfläche der Inflorescenzen bei *D. caulescens*, *D. Contrayerva* und *D. Dracaena* entstehen. Ein noch stärkeres Wachsthum der beiden Vegetationspunkte mit der gleichzeitigen Sistirung des Wachsthums an anderen Stellen wird zur zweiarmigen Inflorescenz von *D. Ceratosanthes* führen. Die viereckigen tischförmigen Inflorescenzen vieler Dorstenien sind auch nicht schwer von solchen runden abzuleiten. Dagegen sind zu den Blüthenständen von *D. Massoni* zwischen den von mir untersuchten Arten keine Uebergänge vorhanden. Es ist aber möglich, dass man solche zwischen den nahe verwandten afrikanischen Arten (*D. Psilurus*, *D. bicuspis*) finden

1) Das Material zur Untersuchung wurde mir in liebenswürdiger Weise vom St. Petersburger botanischen Garten zugeschickt.

wird. Eine ganz andere Frage ist es, ob die Inflorescenzen der Dorstenien von cymösen Blütenständen abzuleiten sind oder nicht<sup>1)</sup>. Wenn man diese Frage bejahend beantworten wollte, so wäre es zunächst ganz plausibel von mit sich verzweigenden Vegetationspunkten versehenen Inflorescenzen auszugehen, wie es auch in der That Baillon, Eichler und Engler thun, da man an die Inflorescenzen von *Cecropia* und *Artocarpus* denken könnte; die Sache ist aber die, dass die Theilungsebene der Inflorescenzhöcker bei dichasialen Inflorescenzen (*Elatostemum*, *Procris*, *Cecropia*, *Artocarpus*) vertical zu der die beiden ersten Bracteen verbindenden Linie steht, bei *Dorstenia* aber mit dieser mehr oder weniger zusammenfällt. Man könnte zwar auch hier eine „Verschiebung“ zu Hilfe rufen, es wird aber besser sein die Frage von der phylogentischen Abstammung der Inflorescenzen der Dorstenien offen zu lassen.

Mit den Inflorescenzen von *Dorstenia* sind ganz nahe verwandt die Inflorescenzen von

### Ficus.

Auch diese Inflorescenzen sind ausführlich von Goebel (I, S. 387) besprochen worden. Ich kann also auch hier auf die Geschichte der „Deutungen“ dieser Blütenstände verzichten und nur der Vollständigkeit halber füge hinzu, dass ausser den drei bei Goebel besprochenen Deutungen (von Eichler, Zuccarini und Link) noch eine vierte von Trécul vorhanden ist (I, S. 184), welcher sich die Inflorescenzen von *Ficus* als aus scorpioiden Inflorescenzen zusammengefloßen darstellte: „Que l'on se figure les grappes out les rameaux scorpioides du *Sempervivum hirsutum* presque verticillées, soudés on aura une représentation assez exacte de la composition de la figue“.

Meine Untersuchungen beschränken sich nur auf die Arten *Ficus retusa*, *F. quercifolia*, *F. exasperata* und *F. Minahassae*. Besonders interessant ist die letztgenannte Art, welche von Prof. Goebel auf Java gesammelt wurde<sup>2)</sup>. Was die Entwicklung der Inflorescenzen anbetrifft, so stimmt sie im Grossen und Ganzen mit den Angaben von Goebel. Auch ich fand, dass die Entwicklungsgeschichte gar keine Stützen für die Cymendeutung gibt. Goebel

---

1) Dass sie nichts mit den Inflorescenzen der Compositen zu thun haben, wie es V. Tieghem (I) will, ist ganz klar.

2) Die Inflorescenzen passen vollständig zu der Beschreibung und den Abbildungen von G. King (I, Taf. 141). In der allgemeinen Besprechung der Blütenverhältnisse bei *Ficus* äussert sich auch King für die Cymendeutung der *Ficus*-Inflorescenzen.



gibt aber an, dass die Inflorescenzen von *Ficus Carica* nicht als Axillargebilde des Bereicherungssprosses angesehen werden können, da die drei am Grunde der Inflorescenzen stehenden Blätter (nach Eichler  $\alpha$  oder  $\beta$ , Vorblätter und zwei Tragblätter) an dem Inflorescenzhöcker selbst, nicht aber an dem Primordium entspringen. Obgleich ich selbst *Ficus Carica* nicht untersuchen konnte, zweifle ich nicht an der Richtigkeit der Angaben Goebel's, da ich selbst solches Verhalten bei *F. quercifolia* gefunden habe. Dagegen sind bei *F. Minahassae* und *F. retusa* ganz deutliche Vorblätter ( $\alpha$  und  $\beta$ ) zu sehen (Taf. XI—XII Fig. 30—31). Ausser diesen Vorblättern befinden sich aber am Grunde jeder Inflorescenz noch drei Blattgebilde. Während bei *F. Carica* und *F. quercifolia* die Oberfläche der Inflorescenz der Blätter entbehrt, sind die Inflorescenzen von *F. Minahassae*, *F. exasperata* und einer nicht näher bestimmten *Ficus*-Art mit Spiralen von Blattgebilden, die allmählich in die den Eingang der Inflorescenz versperrenden übergehen, bedeckt (Taf. XI—XII Fig. 35). Schon diese succedane Anlage der Blattgebilde spricht gegen die Cymendeutung der Inflorescenzen. Es sind also bei *Ficus* solche Arten vorhanden, bei denen noch die Vorblätter  $\alpha$  und  $\beta$  entwickelt sind und solche, wo sie ganz unterdrückt sind; schon die Analogie mit Urticaceen macht es wahrscheinlich, dass auch hier Uebergänge gefunden werden können.

Was jetzt die Vertheilung der Inflorescenzen an den Sprossen betrifft, so sind diese Verhältnisse bei *Ficus* ziemlich verschieden. Vielfach stehen die Inflorescenzen in den Achseln der Blätter zu ein oder zu zwei. Es gibt aber mehrere indische Arten<sup>1)</sup>, bei welchen die Inflorescenzen auf mit Hochblättern bedeckten Sprossen versammelt sind, also dasselbe Verhältniss zeigen, wie auch die Inflorescenzen von *Boehmeria*. Den complicirtesten Fall stellen die Inflorescenzen von *F. Minahassae* dar. Hier sind die kleinen Inflorescenzen auf verzweigten oder unverzweigten mit Hochblättern bedeckten Sprossen in kleine Polster versammelt. Diese Polster sind auch verkürzte Zweige, die auch mit Hochblättern bedeckt sind, in deren Achseln zwei Inflorescenzen und eine Laubknospe dazwischen stehen. Später werden die Laubknospen ganz zerdrückt und die infolge des gegenseitigen Druckes der sechsseitigen Inflorescenzen ordnen sich zu halbkugelförmigen Polstern.

Die Inflorescenzen von *Ficus* sind immer mit denen von *Dorstenia* verglichen worden. In der That sind auch die ersten Entwicklungsstadien bei einigen *Dorstenien* (*D. argentea*, *D. erecta*, *D. nervosa*)

1) Vgl. die Abbildungen bei King (I) besonders die Tafeln 120 und folgende.

sehr denen bei *Ficus* ähnlich. Das bezieht sich auch auf die Anlage der Perigonblätter, die auch bei *Ficus* entsprechend der progressiven Blüthenhöckeranlage regelmässig (wie bei *D. erecta* Taf. XI—XII Fig. 14a) angelegt werden. Der Unterschied besteht darin, dass bei *Ficus* die Wachstumszone unter dem Rande der Inflorescenz (Taf. XI—XII Fig. 32—34) eingeschaltet wird, wodurch auch nur die becherförmige Gestalt zu Stande kommen kann; dagegen bei *Dorstenia* ist es der Rand der Inflorescenz, der wachsthumsfähig wird.

### Zusammenfassung.

Wenn wir jetzt kurz die Resultate der Untersuchung zusammenfassen, so können wir sagen, dass die Inflorescenzen der untersuchten Pflanzen eigentlich zwei Typen darstellen. Der am meisten verbreitete Typus ist der dichasiale. Das Dichasium tritt entweder in einfacher Form auf oder dichasiale Inflorescenzen sind vereinigt auf dorsiventral verzweigten Axen oder sie werden getragen von verzweigten oder nichtverzweigten Seitensprossen, die mit Hochblättern bedeckt sind und das Aussehen gewöhnlicher Inflorescenzen erhalten. Einfache dichasiale Inflorescenzen besitzen die Gattungen *Parietaria*, *Pellionia*, *Memoralis*, theilweise *Urtica*. Die dichasialen Inflorescenzen sind schon an und für sich sehr verschiedenartig ausgebildet, was grösstentheils von der Länge der Zweige des Dichasiums abhängt; so kann man alle Abstufungen zwischen den mit langen Aesten versehenen Dichasien von *Pellionia* und den kugelförmigen von *Urtica Dodartii* oder solchen von *Memoralis* finden. Ausserdem verursachen rein mechanische Einflüsse, z. B. der Druck der Blätter und Nebenblätter, mancherlei spätere Verschiebungen einzelner Dichasiumzweige, wodurch die ganze Inflorescenz das Aussehen eines Sympodiums mit partiellen Wickelinflorescenzen erhält. Ein einfaches Dichasium stellen auch die Inflorescenzen von *Elatostemum* und *Procris*. Bei kuchenförmigen (welche Gestalt die weiblichen Inflorescenzen ausschliesslich haben) Inflorescenzen der ersten Gattung tritt eine Verwachsung der ersten Zweige des Dichasiums mit den ersten Bracteen ein und ein gemeinschaftliches Breitenwachsthum, wodurch eine blüthenbildende Fläche entsteht; es wird aber dadurch die dichasiale Reihenfolge der neuentstehenden Blüthenhöcker, soweit man es überhaupt verfolgen kann, nicht gestört. Eine noch weitere Differenzirung der dichasialen Inflorescenzen finden wir bei den Gattungen *Cecropia* und *Artocarpus*.

Bei der ersten Gattung sind die ersten Theilungen noch rein dichasial, und wenn auch die kolbenförmigen Inflorescenzzweige nicht



durch Verschmelzen der Cymenzweige entstehen, so sind sie phylogenetisch doch von Dichasien abzuleiten, welche Anschauung noch durch Variiren der dichasialen Theilungen (also der Zahl der Kolben) verstärkt wird. Dass von den Inflorescenzen von *Cecropia* ein Schritt zu denen von *Artocarpus* ist, wurde oben gezeigt. — Tritt jetzt bei dichasialen Inflorescenzen Verzweigung der Hauptaxe ein, so werden die Aeste nur auf einer (Rücken-) Seite angelegt und es entstehen dorsiventrale Inflorescenzen. Es wurde gezeigt, dass solche Verzweigung der Hauptaxe und Uebergänge von rein dichasialen zu dorsiventralen Inflorescenzen auch an einer und derselben Pflanze auftreten können (*Urtica Dodartii* und *U. pilulifera*). In solchen Fällen geben die Vegetationsspitzen der Aeste und der Hauptaxe rein dichasiale Inflorescenzen. Solche Combination kommt wahrscheinlich bei Urticaceen sehr oft vor und schon die Abbildungen von Weddell machen sie gewiss, z. B. für *Touchardia latifolia* Gaud., wo die Inflorescenzen von verzweigten Blütenständen von *Urtica pilulifera* gar nicht zu unterscheiden sind.<sup>1)</sup> Dasselbe ist wahrscheinlich auch bei *Pipturus* und auch wenigstens einigen *Debregeasien*.

Mehr differenziert sind schon die dorsiventralen Inflorescenzen von *Laportea*, *Fleurya*, *Girardinia*, *Boehmeria*, wo schon keine Verwandlung der Vegetationsspitzen in Dichasien vorkommt und die Primanblüthen der partiellen Inflorescenzen aus mit den Aesten gemeinsamen Höckern entstehen. Hier werden aber noch die Bracteen, in deren Achseln die Zweige zu stehen kommen, angelegt, bei *Urtica* aber werden sie nur an Hauptästen oder bei *Urtica membranacea*, wo keine Verzweigung stattfindet, nur an der Hauptaxe erhalten. Ob die hochdifferenzierten dorsiventralen Inflorescenzen z. B. von *Urtica dioica*, *U. membranacea* experimentell in dichasiale übergeführt werden können, wie es bei *U. Dodartii* von selbst geschieht, kann man a priori nicht sagen; jedenfalls phylogenetisch sind sie entgegen Schumann von dichasialen abzuleiten. Eine bis jetzt nicht zu beantwortende Frage ist es, warum die Verzweigung der Hauptaxe dorsiventral ist. Denn dorsiventrale Inflorescenzen kommen bei Pflanzen mit decussirten und zerstreuten Blättern vor, solchen, die freie (*Urtica magellanica* u. a.), axilläre (*Fleurya*, *Laportea*) und interpetiolare (*Urtica parviflora*) Nebenblätter haben. Ob es auch einen

---

1) Weddell (I, S. 441) gibt folgende Diagnose der Inflorescenzen von *Touchardia*: „Flores dioici, densissime cymoso capitati, capitalis pedunculos axillares subsimplices vel dichotomo ramosos, terminantibus“, zeichnet aber rein dorsiventrale Blütenstände.

dichasialen Verzweigungsmodus der Hauptaxe gibt, wie ihn Weddell bei *Debregeasia Wallichiana* angibt, kann ich nicht entscheiden, da ich die Debregeasien nicht untersuchen konnte.

Dichasiale Inflorescenzen auf mit Hochblättern bedeckten Sprossen, welche dadurch das Aussehen gewöhnlicher Inflorescenzen erhalten können, sind bei *Humulus*, *Cannabis* und Arten von *Boehmeria* gefunden worden. Hier sind auch Uebergänge von wenig differenzirten, theilweise mit gewöhnlichen Blättern bedeckten Sprossen von *Cannabis* und *Humulus* zu den gewöhnlich nur mit Hochblättern bedeckten Sprossen von *Boehmeria* bemerkt worden. Diese Gattungen sind noch in der Hinsicht interessant, weil bei ihnen die Spitzen der blühenden Sprosse sich ganz anders verhalten; während bei *Humulus* und *Cannabis* die Reduction der Blätter vom Grunde zur Spitze geht und dieselbe nur noch von schuppenförmigen kleinen Nebenblättern ohne jede Spur von Spreite eingenommen wird, endigen die Inflorescenzsprosse von *Boehmeria cylindrica* sehr oft mit gewöhnlichen nur etwas kleineren grünen Laubblättern, ein Verhalten, welches kaum weit verbreitet sein dürfte.

Den zweiten Typus stellen die Inflorescenzen der untersuchten Arten von *Dorstenia* und *Ficus*. Es könnte wohl die Aehnlichkeit der Inflorescenzen einiger Arten von *Elatostemum* mit denen von *Dorstenia* (z. B. *Dorstenia argentea*) verleiten, auch diese Inflorescenzen von dichasialen abzuleiten, die Entwicklungsgeschichte gibt aber dazu keine Stütze. Der Hauptunterschied zwischen dichasialen Inflorescenzen von *Elatostemum* und denen von *Dorstenia* und *Ficus* liegt in der Entstehung einer neuen Zuwachszone, die zwar häufig unterbrochen oder nicht regelmässig ist, aber doch von Vegetationsspitzen der dichasialen Aeste gar nicht abgeleitet werden kann. Zweitens ist es die succedane Anlage der Blattgebilde, die auch als Bracteen nicht angesehen werden können. Ebenso spricht gegen die Cymendeutung auch die charakteristische progressive Anlage der Blüthenhöcker. Dass die zwischen die primären Blüthenhöcker eingeschalteten Höcker dazu berechtigen können, zu sagen, dass hier cymöse Partialinflorescenzen auf gemeinschaftlichen Boden versammelt sind, wie es Bailly thut (II), sehe ich auch nicht ein. Das einzige, was wir sagen können, ist, dass bei solchen Inflorescenzen wie *Dorstenia* und *Ficus* die Gewebe des Inflorescenzbodens längere Zeit den meristematischen Charakter behalten und Blüthenhöcker anzulegen befähigt sind.

Es bleibt noch übrig, die Frage zu erörtern, ob die Inflorescenzen der Urticaceen und Moraceen Axillarsprosse des Bereicherungssprosses



sind oder nicht. Sowohl Goebel als auch Schumann sind geneigt dieselben nicht als Axillarsprosse anzusehen. Der Hauptgrund dazu ist die abweichende Lage der Vorblätter  $\alpha$  und  $\beta$ , welche schräg nach vorn gerückt sind. Solche Inflorescenzanlagen wie bei Humulus und Cannabis sprechen zwar für die Annahme dieser Inflorescenzen als Achselgebilden des Bereicherungssprosses, darum aber alle Inflorescenzen der Urticaceen und Moraceen, wie es Eichler und Engler thun, als Axen III. Grades anzusehen, könnte wohl kaum zulässig sein. Haben wir doch gesehen, dass es Fälle gibt, wo das ganze Primordium ohne jede Spur von Theilungen in die Inflorescenz verwandelt wird. Man könnte gewiss annehmen, gestützt auf solche Fälle wie Artocarpus, Humulus und Cannabis, wo der Bereicherungsspross entweder vorhanden ist oder fehlt, dass hier eine allmähliche Unterdrückung der Axe II. Grades stattfindet, die Entwicklungsgeschichte zeigt aber, dass solche Unterdrückung gar nicht existirt, da der Bereicherungsspross gar nicht angelegt wird. Phylogenetisch kann man aber nach dem oben Gesagten die Inflorescenzen mancher Urticaceen als Axillargebilde der Axe II. Grades gewiss ansehen.

Januar 1894.

### Litteraturverzeichniss.

- |          |   |
|----------|---|
| Baillon  | I. Histoire des Plantes. T. III.  |
| „        | II. „ „ „ (Ulmacées). T. VI.  |
| „        | III. Memoire sur le développement du fruit des Morées. Adansonia. T. I. 1860.                                       |
| „        | IV. Sur l'organisation du fruit de l'arbre à pain. Adansonia T. IV.   |
| Eichler  | I. Blüthendiagramme II. Urticinae.  |
| Engler   | I. Engler-Prantl's „Natürliche Pflanzenfamilien“. Urticaceae, Moraceae.   |
| Goebel   | I. Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprossen. Arbeiten aus dem botanischen Institut in Würzburg. Band II. 1880. |
| „        | II. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Inflorescenzen. Pringsheim's Jahrbücher XIV.                        |
| „        | III. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane in Schenk, Handbuch der Botanik. Bd. III, 1.           |
| King     | I. The species of Ficus. Annals of the Royal Bot. Garden. Calcutta. Vol. I.   |
| „        | II. The species of Artocarpus. Ib. Vol. II.   |
| Pax      | I. Allgemeine Morphologie der Pflanzen. Stuttgart, 1890.  |
| Schumann | K.I. Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss. Leipzig. 1890.   |
| „        | II. Morphologische Studien. Heft I. Leipzig. 1892.  |
| Trécul   | I. Des inflorescences centrifuges du figuier et du Dorstenia. Bul. de la Soc. botan. de France. Vol. I.             |

- Trécul II. Memoire sur la famille des Artocarpées. Annales des sciences naturelles. Botanique. Ser. III. T. VIII.
- Weddell. Monographie de la famille des Urticées: Archives du museum d'histoire naturell. Tome IX. Paris.

### Tafelerläuterung.

(Sämmtliche Figuren, soweit nicht Anderes angegeben, sind mit Abbé's Camera und Zeiss' Objectiv A, Ocular 2 gezeichnet. *Bl* bedeutet überall Blatt, *Nbl* (*Nbbl*) Nebenblatt, *Inf.* Inflorescenz, *prm* Primordium, *vgp* Vegetationsspitze, *br* Bractee, *lk* Laubknospe, *Ax* Axe. Die Buchstaben *a*, *b*, *c* . . . bedeuten die Reihenfolge der Entstehung der Höcker.)

#### Tafel IX—X.

- Fig. 1. Inflorescenzspitze von *Urtica cannabina*, die Entstehung der Primanblüthen und Zweige zeigend.
- Fig. 2. *Urtica Dodartii*. Ganz junge normale, dichasiale Inflorescenz: *a* die erste Blüthe des Dichasiums, zwei Blüthen höheren Ranges.
- Fig. 3. *U. Dodartii*. Die Anlage einer dorsiventral verzweigten Inflorescenz.
- Fig. 4. Verschiedene verwachsene Inflorescenzen von *U. pilulifera*. *a* mit zwei sich berührende Partialinflorescenzen; *b* mit weiter von einander abstehenden; *c* vier Partialinflorescenzen auf scheinbar dichotomisch verzweigtem Stiel sitzend; *d* gemischte Inf. aus zwei weiblichen und zwei männlichen Partialinflorescenzen, Verzweigung des Stieles wie bei *c* (natürl. Grösse).
- Fig. 5—12. *Urtica membranacea*. 5a ganz junge Inflorescenz mit je zwei Höckern auf jeder Seite. 5b dieselbe Inf. von der Seite, die Anlage der Bracteen zeigend. 6 etwas ältere Inf. von der Seite; *a* und *a* acropetale Höcker. *β*, *b* basipetale. 7 ältere männliche Inf. von oben, die Art und Weise der Verlängerung der Bracteen und die Reihenfolge der Höckeranlage zeigend. Bei *a*, erster Anfang des Partialdichasiums. 8 junge weibliche Inf. von oben. 9 etwas jüngere weibliche Inf. von der Seite. 10 weibliche Inf. von der Seite mit Partialdichasien. 11 ältere weibliche Inf. von oben; die älteren Blüthen überragen die Vegetationsspitze. Bei *a* Fruchtknotenanlage. 12 Querschnitt durch eine ältere männliche Inflorescenz.
- Fig. 13. Inflorescenz von *Elatostemum surculosum*; natürliche Grösse.
- Fig. 14—18a. Inf. von *2. maculatum*. 14a von der Seite, *a* Vorblatt. 14b von oben, *x* Zooecidie (ca. fünfmal vergrössert). 15 Zooecidie (ca. zehnmal vergrössert). 16 Diagramm der Hälfte einer Infl., die Anordnung der Blüthen und der Bracteen zeigend. 17 ganz junge Inf. mit zwei Vorblättern und einem Inflorescenz (links) und Laubknospenhöcker. 18a etwas ältere Inf.; die Bracteen und Blattanlagen etwas verschoben gezeichnet.
- Fig. 18. *Procris frutescenz*. Ein Fall, wo der Inflorescenzhöcker dichotomische Theilung zeigte.
- Fig. 19. Partialinflorescenz von *Fleurya cordata* (c. zehnmal vergrössert).
- Fig. 20. Inflorescenzspross von *Humulus Lupulus* (Blatt und Nebenblätter wegpräparirt) *α* und *β* Vorblätter (c. zehnmal vergrössert).



- Fig. 21. Junge Inflorescenz von *Cannabis sativa* (c. fünfmal vergrössert).
- Fig. 22—29. Verschiedene Entwicklungsstadien der Inflorescenzen von *Humulus Lupulus*. 22 Primordium. 23 Primordium eines vegetativen Sprosses mit Vorblättern (*br*). 24 Inflorescenzprimordium. 25 erste Theilungen des Inflorescenzprimordiums. 26 weitere Theilungen: die beiden Seitenhöcker zu Dichasien entwickelt. 27 Inflorescenzspitze von der Bauchseite. 28 dieselbe von der Flankenseite, die Anlage der Blätter und der Primordien zeigend. 29 eine ältere Partialinflorescenz mit zwei Dichasien; *Bl.* verkümmerte Blattanlage,  $\alpha$ ,  $\beta$  Vorblätter.
- Fig. 30—35. Inflorescenzen von *Cecropia* sp. 30 erste Theilung des Primordiums. 31 weiteres Stadium, die Anlage der Bracteen und die ersten Theilungen des Inflorescenzhöckers zeigend. 32 die ersten Theilungen einer Inflorescenz. 33 Involucrum einer Inflorescenz noch mit einer Oeffnung oben (c. zehnmal vergr.). 34 zwei Inflorescenzkolben mit der ersten Blüthe des Dichasiums in der Mitte. 35 weibliche zerdrückte erste Blüthe des Dichasiums mit dem wegpräparirten Fruchtknoten. (c. 20 mal vergr.)
- Fig. 36—42. *Artocarpus* sp. 36 wulstartiges Primordium. 37 die ersten Theilungen des Primordiums. 38 einzelne Blüthen: *a* mit normaler, *b*, *c* mit abnormer Perigonblätteranlage. 39, 40 zwei junge Inflorescenzen (c. zehnmal vergr.). 40 die erste Anlage der beiden Bracteen der Inflorescenz. 42 Entwicklung der männlichen Blüthen; bei der rechten Blüthe ein Blumenblatt abgeschnitten. Der Höcker in der Mitte wird zum Staubblatt.

## Tafel XI—XII.

- Fig. 1. Junge Inflorescenz von *Artocarpus*. Ein Nebenblatt von dem Blatte links ist wegpräparirt und man sieht in seiner Achsel zwei Inflorescenzen mit der Laubknospe dazwischen. (Etwas verkleinert.)
- Fig. 2—3. Entwicklung der Bracteen an der Inflorescenz; 2 etwas älteres, 3 jüngeres Stadium. Die Bracteen sind an der grossen Inflorescenz rechts in der Fig. 1 als schwarze Punkte angegeben.
- Fig. 4—8. Verschiedene Inflorescenzen der Dorstenien. 4 *Dracaena*; 5 *D. Massoni*; 6 *D. erecta*; 7 *D. argentea*; 8 *D. nervosa*. (Natürl. Grösse.)
- Fig. 9. Die Reihenfolge der Blattgebildenanlagen bei *D. argentea*. Blattgebilde 1 ist wegpräparirt.
- Fig. 10—13. *Dorstenia argentea*. 10 ganz junge Inflorescenz mit nur einem Blatte. 11 älteres Stadium; rechts Laubknospe mit einem Blatt und Nebenblatt. 12—13 die Vertheilung der ersten Blüthenhöcker auf dem Inflorescenzboden; 1 erste Blattanlage.
- Fig. 14. Die Anlage der ersten Perigonblätter; 14a bei *D. erecta*; 14b bei *D. Contrayerva*.
- Fig. 15—17. *D. Contrayerva*. 15 Querschnitt durch eine Sprossspitze; die Nebenblätter des Blattes *Bl.* umschliessen die nicht aufgezeichnete Vegetationspitze und das nächst jüngere Blatt mit Nebenblättern und Stipellen. Die Stipellen des Blattes *Bl.* (*Nbl*<sub>2</sub>) umfassen den Inflorescenzstiel (*Inf.*). 16 ein junges Blatt mit Nebenblättern, Stipellen, einer Inflorescenz- und Laubknospe. 17 jüngeres Stadium, welches zeigt, dass die Stipellen (*Nb*<sub>2</sub>) nicht am Primordium angelegt werden.
- Fig. 18—22. *D. Ceratosanthes*. 18a, 18b, 19 ganz junge Inflorescenz mit Laubknospenhöcker von verschiedenen Seiten gesehen. 20 ältere Inflorescenz,

die Reihenfolge der Blattgebildenanlage zeigend. 21 noch älteres Stadium; zwischen zwei wegpräparirten Blattanlagen die erste eingeschaltene. 22 junge Inflorescenz, natürliche Grösse.

Fig. 23—29. Verschiedene Entwicklungsstadien der Inflorescenzen von *D. Massoni*. 23 jüngstes Stadium; rechts Laubknospe. 24 junge Inf. mit zwei Blattanlagen von der Laubknospe gesehen. 25 dieselbe Inf. von der Bauchseite. 26 etwas älteres Stadium. 27 noch ältere Inf. von oben, die Anlage des Inflorescenzbodens zeigend. 28 Längsschnitt durch junge Inf.; die Blüthenhöcker sind in einer Reihe angelegt. 29 natürliche Stellung einer ganz jungen Inflorescenz; das Blatt ist wegpräparirt. (c. zehmal vergr.)

Fig. 30. Erste Stadien der Inflorescenzbildung bei *Ficus retusa*;  $\alpha$ ,  $\beta$  Vorblätter,  $\beta'$  Blattgebilde.

Fig. 31. Dasselbe bei *F. Minahassae*.

Fig. 32—33. *F. Minahassae*. 32 die Reihenfolge der Anlage der drei ersten Bracteen. 33 Längsschnitt durch eine ältere Inf. Der Inflorescenzboden hat sich nach der Anlage der drei ersten Bracteen etwas gehoben.

Fig. 34. Dasselbe bei *F. retusa*. Alle drei ersten Bracteen sichtbar.



# Beiträge zur Anatomie der Luftwurzeln der Orchideen.

Von

E. P. Meinecke.

(Hierzu Tafel XIII u. XIV.)

Die eigenartige Ausbildung, welche bei den Luftwurzeln der Orchideen die als Velamen bekannten Gewebeschichten erfahren, hat frühzeitig die Aufmerksamkeit der anatomischen Forschung auf sich gelenkt. Link<sup>1)</sup> hatte zuerst dieselbe beobachtet, Meyen<sup>2)</sup> auf den darunter liegenden eine Zelllage dicken Cylinder, die später sog. Endodermis, hingewiesen. Erwähnt finden sich beide Gewebe späterhin bei Brown<sup>3)</sup> und v. Mohl<sup>4)</sup>. Schleiden<sup>5)</sup> führte für die Wurzelhülle den Namen Velamen radicum ein, der sich bis heute erhalten hat. Weniger glücklich war er in der histologischen Auslegung desselben und der obenerwähnten Endodermis, welche letztere er für die eigentliche Epidermis hielt. Lange Jahre hindurch war diese Lehre — die Schleiden noch damit erhärtete, dass er von Spaltöffnungen berichtete, die er zu beobachten geglaubt hatte, — unbestritten, bis erst Schacht<sup>6)</sup>, später Oudemans<sup>7)</sup> sich gegen dieselbe wandten. Schacht wie Oudemans sahen in der obersten Velamenschicht die Epidermis, in den folgenden primäre Rinde, in der Endodermis eine besondere Schicht, welche die primäre Rinde in

---

1) Link: Elemente phil. bot. Ed. I, 1824—1834, pag. 395.

2) Meyen: Phytotomie 1830. Tab. XI, Fig. 1.

3) Brown: Flora 1834, pag. 19.

4) v. Mohl: Flora 1839, pag. 93.

5) Schleiden: Grundzüge d. wiss. Bot., 1849, I, pag. 284.

6) Schacht: Beiträge 1854, pag. 143 und Anat.- u. Physios. d. Gewebe, I, pag. 285 (1855) u. II, pag. 168 (1858).

7) Oudemans: Abhandl. d. math.-phys. Classe d. Acad. d. Wissenschaften IX, Amsterdam 1861.

zwei Theile zerlege. Chatin<sup>1)</sup> wiederum nahm mit Schleiden diese letztere Schicht als Epidermis an, leugnete jedoch die Spaltöffnungen, während Fockens<sup>2)</sup> auch letztere gesehen haben wollte.

Endgiltig entschieden wurde der Streit durch Leitgeb's<sup>3)</sup> Arbeit „Die Luftwurzeln der Orchideen“, welche klar bewies, dass das Velamen ganz aus der Epidermis hervorgeht, somit selbst als mehrschichtige Epidermis zu gelten hat.

Zu erwähnen wären noch die hierhergehörigen Abhandlungen von Prillieux<sup>4)</sup>, L. Ollivier<sup>5)</sup>, Janczewski<sup>6)</sup>, Schimper<sup>7)</sup> und Palla<sup>8)</sup>. Aus der letzten Zeit stammen die Aufsätze von Fellerer<sup>9)</sup> und Percy Groom<sup>10)</sup>.

Wie aus vorstehenden Litteraturangaben hervorgeht, ist seit den 60er Jahren über die Luftwurzeln der Orchideen weder in physiologischer noch in anatomischer Hinsicht eine grössere Arbeit erschienen. Zumal die Zusammenstellung nah verwandter Formen gemäss der Uebereinstimmung im Bau ihrer Luftwurzeln ist — meines Wissens — eine bisher noch ungelöste Aufgabe. Das einzige etwa hierhergehörige ist die Tabelle der Zahlen von Zelllagen im Velamen einer grösseren Reihe von Orchideen bei Leitgeb<sup>11)</sup>, ohne dass indessen auf ihre Verwandtschaft Rücksicht genommen würde, sowie die ebenda gemachte Bemerkung, dass „es in sehr vielen Fällen möglich wird, aus der Art der Verdickung einer Zelle der Wurzelhülle die Pflanzenart zu erkennen, der die Luftwurzel entnommen ist“. Es war darnach zu hoffen, dass mit vorliegender Arbeit eine Lücke ausgefüllt werde, zugleich auch bei Anwendung der seit jenen Untersuchungen bedeu-

1) Chatin: Anat. des plantes aëriennes de l'ordre des Orchidées. Mém. de la soc. Imp. des sciences nat. de Cherbourg. 1856. Vol. IV.

2) Fockens: Ueber die Luftwurzeln der Gewächse. Göttingen 1857.

3) Leitgeb: Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wissensch. Mathem.-naturwiss. Classe. Bd. XXIV. Wien, 1865.

4) Prillieux: Ueber ein Strukturverhältniss in der Tracheidenhülle der Orchideenluftwurzeln. Bull. d. la Soc. bot. de France. Tome XXIV, 1879.

5) L. Ollivier: Das Schutzgewebesystem der Phanerogamenwurzeln. Ibid T. XXVII. 1880.

6) Janczewski: Organisation dorsiventrals dans les Racines des Orchidées. Annales des sciences naturelles. Botanique Série VII. II.

7) Schimper: Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena 1888.

8) Palla: Zur Anatomie der Orchideenluftwurzeln. Sitzungsber. d. mathem.-naturwiss. Classe d. Wiener Akad. XCVIII. 1889. S. 200.

9) Fellerer: Beitr. z. Anat. u. Syst. d. Begoniaceae. 1892.

10) Percy Groom: On the Velamen of Orchids. Annals of Botany. Oxford. Vol. VII. Nr. XXV.

11) Luftwurzeln. S. 190.



tend verbesserten optischen Hilfsmittel von manchen feineren Strukturen ein klareres Bild zu liefern. Zumal sollten jene zuerst von Oudemans ganz flüchtig, dann von Leitgeb<sup>1)</sup> für *Sobralia macrantha* Lindl. *S. decora* Batem und *S. Liliastrum* Lindl. genauer beschreiben „kugelförmigen Körper“ im Velamen einer eingehenderen Beobachtung mit den besten zur Verfügung stehenden Systemen unterzogen werden. In neuester Zeit sind dieselben noch einmal von Carl Fellerer für *Sobralia micrantha* (wohl *macrantha*) beschrieben, ohne indessen gegen Leitgeb viel Neues zu bringen. Auch stehen seine Abbildungen gegen diejenigen Leitgeb's zurück. Diese bei *Sobralia* ungefähr kugelförmigen Körper, die immer über Leitgeb's „kegelförmigen“ kleinen Zellen der unter den Velamen liegenden Endodermis aufgelagert sind, kommen in anderen Gestalten, aber zweifellos morphologisch und physiologisch jenen gleichwerthig, auch bei zahlreichen anderen Orchideen vor und sollen im Verlauf dieser Arbeit genauer besprochen werden.

Das Material zu vorliegenden Untersuchungen stammte aus der Orchideensammlung des botanischen Gartens zu Heidelberg.

Ich werde in Folgendem nach Gattungen geordnet sämtliche früher untersuchten Formen — soweit sie mir in der Litteratur zugänglich waren, — sowie gesondert von diesen an gehöriger Stelle die etwa 70 von mir beobachteten Species zusammenstellen und der Reihe nach in ihren charakteristischen Merkmalen zu beschreiben suchen, darauf in einer Besprechung der einzelnen bei allen Orchideenluftwurzeln wiederkehrenden Gewebe — Velamen, Endodermis, Rindenparenchym, Schutzscheide, Pericambium und Gefässbündel — noch einmal vergleichend anatomisch und systematisch die wichtigsten Ergebnisse zusammenstellen.

Dem ersteren Theil der Arbeit habe ich diejenige Eintheilung zu Grunde gelegt, welche in Pfitzer's<sup>3)</sup> „*Orchidaceae*“ ausgeführt ist.

## I. *Diandrae*.

### *Cypripedilinae*.

Untersucht wurde aus dieser Gruppe die Wurzeln von *Paphiopedilum insigne* (Wall.) Pfitz., *Paphiopedilum barbatum* (Lindl.)

---

1) Leitgeb: Ueber kugelförmige Zellverdickungen in der Wurzelhülle einiger Orchideen. Sitzungsberichte der mathem.-naturwiss. Classe d. kais. Akad. d. Wissensch. Bd. XLIX, I. Wien, 1864.

2) Pfitzer: *Orchidaceae* in Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien.

Pfütz., *P. hirsutissimum* (Lindl.) Pfütz., *P. longifolium* (Rehb. f. Warsz.) Pfütz., sowie *Cypripedium Calceolus* L. und *C. spectabile* Sw. Die vier *Paphiopedilen* zeigen unter sich, ebenso wiederum die *Cypripeden* für sich, grosse Uebereinstimmung.

Die Epidermis der *Cypripeden* ist einschichtig und ermangelt jeder charakteristischen Verdickung. Ihnen gegenüber stehen die vier *Paphiopedilen* mit wohlausgebildetem Velamen, in welchem die nahen Beziehungen der vier Formen zu einander sich ausprägen. Immerhin unterscheidet sich das südamerikanische *Paphiopedilum longifolium* bei aller Aehnlichkeit durch gewisse Abweichungen von seinem indischen Stammesverwandten.

Im Querschnitt zeigen die Velamenzellen ein im Vergleich zum Rindenparenchym sehr kleines Lumen, während im Längsschnitt uns ihre im Vergleich zum Querdurchmesser bedeutende Länge auffällt. Gemeinsam sind ihnen fernerhin die meist sehr steil in Längsrichtung ansteigenden, parallel verlaufenden spiraligen Verdickungsleisten, die im Längsschnitt bei *Paphiopedilum longifolium* und etwas geringer ausgebildet bei *P. hirsutissimum* in jeder Velamenzelle ein äusserst feines Netzwerk darstellen, das von zwei sich unter spitzem Winkel kreuzenden Liniensystemen gebildet zu sein scheint, während es sich in Wirklichkeit natürlich nur um ein in zwei Zellen schief ansteigendes Spiralsystem handelt; bei *Paphiopedilum insigne* findet letzteres sich bloss in den innersten Schichten, und bei *Paphiopedilum barbatum* hat es sich zu wenigen ganz breiten Bändern vergrößert, die in der Mitte der Zelle beim Kreuzen grosse Vierecke freilassen.

In ähnlicher Weise wie sehr viele andere Orchideen zeigen auch *Paphiopedilum longifolium* und *hirsutissimum* auf der an die Endodermis grenzenden Wand der innersten Velamenschicht ebenso wie *Paphiopedilum insigne* äusserst feine parallele Verdickungsleisten, welche ungefähr horizontal um die Wurzel verlaufen; dagegen fehlen diese bei *Paphiopedilum barbatum* ganz. Entgegen einer bei Leitgeb<sup>1)</sup> erwähnten Beobachtung, wonach „bei den langen Endodermiszellen die meist stark verdickten Aussenwände von keinen Porenkanälen durchzogen“ seien, sind bei *Paphiopedilum insigne* auf Tangentialschnitten ganz deutlich Poren zu sehen, wobei die obenerwähnten feinen Leisten spaltartig auseinanderrücken; Färbungen mit Methylgrüneosin widerlegen jeden Zweifel.

Entsprechend den bei *Paphiopedilum longifolium* am weitesten

---

1) Luftwurzeln S. 215.



ausgebildeten Membranverdickungen finden wir auch bloss hier jene, den von Leitgeb<sup>1)</sup> erwähnten, bei *Sobralia* kugelförmigen Körpern verwandten Massen, welchen wir wohl am besten den Namen Stabkörper beilegen, wenn auch mässig entwickelt; bei *Paphiopedilum hirsutissimum* fehlen dieselben. Die feinen Leisten der an die Endodermis grenzenden Wände scheinen sich über den kleinen Zellen der Endodermis zum Theil von der Wand abzulösen und über dieselbe hinlaufend mit den aus ihnen hervorgehenden, in das Velamen in der Richtung des Radius strebenden Balken eine Art Geflecht zu bilden. Bei später zu besprechenden günstigeren Objekten sollen diese Körper genauer betrachtet werden.

Wenden wir uns zur Endodermis, so finden wir übereinstimmend kräftige Verdickung der Aussenwand, sowie nach innen abnehmend der Seitenwände der langen Zellen, während die Innenwand dünn bleibt. Bei *Paphiopedilum barbatum*, *insigne* und *hirsutissimum* ist die ganze Seitenwand gleichmässig nach innen abnehmend verdickt, während *P. longifolium* nur angrenzend an die kleinen Endodermiszellen auf der ganzen Seitenwand ebenfalls nach innen abnehmend Verdickung zeigt; im übrigen dagegen hört etwa in der Mitte der Wand dieselbe ziemlich unvermittelt auf. Bei all diesen Formen, wie überhaupt bei der Mehrzahl der untersuchten Orchideen, bilden die kleinen Endodermiszellen die Eingangspforten für Pilze, welche von Zelle zu Zelle wandernd in den Schleimklumpen des Rindenparenchyms dicke Knäuel bilden.

Bei allen *Cypripedilinen* findet man ein sehr breites Rindenparenchym aus grossen gleichmässigen Zellen, deren Wände häufige und deutliche Poren zeigen. Ferner haben zumal die Längswände die Neigung, sich mässig zu verdicken (ohne Verholzung), wobei besonders die an die reichlich vorhandenen Intercellularen stossenden Ecken in's Innere der Zellen öfters vorgewölbt und etwas stärker verdickt erscheinen als die übrigen Wandtheile. Leichte Quellung durch Salzsäure bringt diese Erscheinung noch deutlicher zur Ansicht. Von irgend welchen besonderen, etwa netzförmigen Verdickungserscheinungen der Wände im Rindenparenchym war nichts wahrzunehmen. Ausser häufigen Schleimklumpen findet man besonders bei *Paphiopedilum insigne* sowie in den Wurzeln von *Cypripedilum spectabile* und *C. Calceolus* grosse Mengen von Stärke.

Die Schutzscheide zeigt überall Verdickung, wobei eine Neigung zu beobachten ist, die nach dem Centrum der Wurzel gelegene Wand

1) Zellverdickungen.

sowie nach Aussen abnehmend die Seitenwände stärker zu verdicken als die äussere Wand. So ist bei *Cypripedilum spectabile* und *Paphiopedilum barbatum* die äussere Wand gar nicht, bei *Paphiopedilum insigne* nur wenig verdickt, während die mässige Verdickung bei *Cypripedilum Calceolus*, die stärkere bei *Paphiopedilum longifolium* allerdings sich ziemlich gleichmässig auf Wände der (im Querschnitt) meist viereckigen Zellen erstrecken. Letztere Form zeigt auch schön eine Erscheinung, welche der bei Leitgeb<sup>1)</sup> zu findenden Behauptung zu widersprechen scheint, dass nämlich „die Kernscheide immer nur aus einer Zellreihe bestehe“. Dies ist zweifellos die Regel; indessen finden wir gerade im vorliegenden Fall häufig eine Verstärkung der Schutzscheide etwa in der Mitte vor jeder Phloëmgruppe in der Art, dass nach aussen hin noch ein bis zwei verdickte Zellen vorgelagert sind, die nach Form und Lage, sowie Uebereinstimmung in ihren Reaktionen zweifellos zur Schutzscheide gehören. Es wäre denkbar, dass hier zwei Zellspitzen beim Längenwachsthum sich an einander vorbeischieben, wie das ja auch sonst vorkommt, wodurch dann diese locale Verdoppelung der Schutzscheide zu Stande käme. Vor jeder Xylemgruppe des centralen Gefässbündels liegen mehrere unverdickte Zellen der Schutzscheide, die sog. Auslasszellen. Die Zahlenverhältnisse der verdickten zu den Auslasszellen sind schwankend, wie beistehende auf den Querschnitt bezogene Tabelle zeigt:

	Verdickte Zellen	Auslasszellen
<i>Cypripedilum Calceolus</i> . . . .	4—5	2—3
„ <i>spectabile</i> . . . .	4	7
<i>Paphiopedilum insigne</i> . . . .	4	2
„ <i>hirsutissimum</i> . . . .	3—6	2—4
„ <i>longifolium</i> . . . .	4—5	4
„ <i>barbatum</i> . . . .	2—3	2—3

wobei bemerkt werden muss, dass das Verhältniss von 4 verdickten zu 7 Auslasszellen bei *Cypripedilum spectabile* bei anderen Formen selten vorkommt. Meist sind die verdickten Zellen in der Ueberzahl.

Das Pericambium folgt in Beziehung auf Stärke der Verdickung und Zahlenverhältniss der verdickten zu den auch hier vorhandenen Auslasszellen der Schutzscheide. Indessen ist hier die Verdickung immer auf alle Wände vertheilt, entgegen einer bei Ollivier<sup>2)</sup> sich findenden Behauptung, wonach bei Orchideen die Aussenwand des

1) Luftwurzeln S. 207.

2) a. a. O. Botan. Jahresber. 1880, S. 59.



Pericambiums unverdickt bleibt, und betrifft immer weniger Zellen als dort. Es sind also mehr Auslasszellen vorhanden, und zwar für jede Gruppe etwa zwei. Auch hier liegen verdickte Zellen vor dem Phloëm, Auslasszellen vor dem Xylem.

*Cypripedilum spectabile* lässt abweichend von obiger Regel ausser den normalen, ebenfalls wie bei der Schutzscheide zahlreichen Auslasszellen auch die mittleren zwei bis drei Zellen der vor dem Phloëm liegenden Reihe von etwa fünf bis sechs Zellen unverdickt, die von den übrigen zwei verdickten Zellen auf jeder Seite flankiert werden. Dabei greifen diese letzteren verdickten Zellen, entgegen der Regel, über die Reihe der verdickten Schutzscheidezellen seitlich hinaus.

Der centrale Gefässbündelstrang ist durchgehends ziemlich klein, die Xylemgruppen sind in Strahlen angeordnet, die einen Stern bilden. Zwischen je zwei Strahlen nach der Peripherie zu liegen die in ihrer bedeutenden Grösse für die *Cypripedilinae* charakteristischen Phloëmgruppen. Die Xylemgruppen bestehen meist aus vielen kleinen Gefässen, die sich bei *Cypripedilum Calceolus* und *C. spectabile* bis in's Centrum fortsetzen, während bei den Wurzeln der *Paphiopedilen* immer ein grösseres centrales, gefässfreies Parenchym freibleibt, das indessen bei *Paphiopedilum barbatum*, *P. hirsutissimum* und *P. longifolium* bis auf eine kleine Partie, bei *P. insigne* ganz verholzt ist. Die Zahlen der Strahlen sind folgende:

<i>Cypripedilum spectabile</i>	hat	7	Strahlen
„ <i>Calceolus</i> „	7	„	„
<i>Paphiopedilum hirsutissimum</i>	hat	8	Strahlen
„ <i>insigne</i> „	9	„	„
„ <i>barbatum</i> „	10	„	„
„ <i>longifolium</i> „	16	„	„

## II. Monandrae.

### *Neottiinae Vanilleae.*

*Vanilla planifolia* Andr. wird von *Chatin*<sup>1)</sup>, *Oudemans*<sup>2)</sup> und *Leitgeb*<sup>3)</sup> erwähnt, von letzterem auch *Vanilla aphylla*.

*Chatin*<sup>1)</sup> findet dabei gar kein Velamen, *Oudemans*<sup>2)</sup> vermisst bloss sein „intermediäres Gewebe“, *Leitgeb*<sup>3)</sup> endlich bezeichnet das Velamen richtig als einschichtig und gibt ferner an, dass die äusseren Wände fast gar nicht verdickt<sup>4)</sup>, die Seiten- und unteren

1) a. a. O. S. 8: „peau spongieuse“.

2) a. a. O. S. 19.

3) Luftwurzeln S. 183.

4) Ebenda S. 189.

Wände mit Poren besetzt sind, welche letztere über den kleinen Endodermiszellen sehr zahlreich stehen <sup>1)</sup>; die einzelnen Velamenzellen sind öfters zu Papillen ausgestülpt <sup>2)</sup>. *Vanilla aphylla*, sonst *Vanilla planifolia* sehr ähnlich, besitzt ausserdem „entfernte Spiralfasern und Poren“ <sup>3)</sup>.

Derselbe Forscher berichtet auch über die Endodermis beider Species: Bei *Vanilla planifolia* zeigen ihre Zellen im Querschnitt „elliptische Formen“ <sup>4)</sup>; bei *V. aphylla* <sup>5)</sup> sind die äussere Wand am stärksten, die Seitenwände nach innen abnehmend verdickt; die innere Wand bleibt dünn.

Ueber das Rindenparenchym finden wir bei Chatin die Angabe, es sei „gebildet aus vieleckigen, eng gedrängten Zellen“ <sup>6)</sup>.

Die Schutzscheide <sup>7)</sup> ist nach Leitgeb bei *Vanilla planifolia* gar nicht verdickt.

#### Neottiinae Cephalanthereae.

Die von mir untersuchte Wurzel von *Epipactis palustris* (L.) Crtz. hat ein breites, sehr stärkereiches Rindenparenchym, ohne besondere Eigenthümlichkeiten.

Die Schutzscheidezellen sind ziemlich ungleich und kaum verdickt, auch unverholzt; dagegen ist die Mittellamelle deutlich verholzt und gibt mit Phloroglucin-Salzsäure schöne Rothfärbung. Auslasszellen sind bei der allgemeinen Unregelmässigkeit der Schutzscheide nicht deutlich wahrzunehmen.

Das Pericambium ist ebenfalls unverholzt und ziemlich unregelmässig gebildet; nur selten ist auch hier die Mittellamelle verholzt.

Denselben Mangel an Gleichmässigkeit finden wir im Gefässbündel, dessen sechs Holzstrahlen nicht genau radial verlaufen. Dünne Seitenwurzeln besitzen bloss drei Strahlen. Durchgehends sind die Phloëmgruppen sehr gross. Auch an älteren starken Wurzeln bleibt ein kleines centrales Parenchym unverholzt.

#### Neottiinae-Spirantheae.

Chatin <sup>8)</sup> hat *Neottia nidus-avis* L. untersucht, erwähnt jedoch davon nur ein centrales Parenchym.

---

1) Luftwurzeln S. 192.

2) Ebenda S. 190.

3) Ebenda S. 196.

4) Ebenda S. 198.

5) Ebenda S. 199.

6) Chatin a. a. O. S. 13.

7) Luftwurzeln S. 207.

8) a. a. O. S. 17.



### Neottiinae Physureae.

Aus dieser Gruppe wurde untersucht die Wurzel von *Goodyera procera* Hook.

Die Epidermis zeigt sich normal — ohne Differenzirung in ein Velamen.

Das sehr breite Rindenparenchym ist aus gleichmässigen Zellen zusammengesetzt, die häufig leichte Verdickung, zumal der Ecken, zeigen.

Die hier unverdickte Schutzscheide lässt in den Radialwänden deutlich die Caspary'schen Punkte sehen. Auch das Pericambium entbehrt jeder Verdickung.

Das Gefässbündel besitzt acht Gruppen ungleich grosser Gefässe, zwischen welchen die Phloëmgruppen nur schwer zu erkennen sind, da diese sowohl wie die Gefässe von kaum verdicktem, jedenfalls unverholztem Parenchym umgeben sind.

### Neottiinae Cranichideae.

Percy Groom<sup>1)</sup> wiederholt die Angabe Schimper's<sup>2)</sup>, dass eine *Stenoptera*-Species trotz epiphytischer Lebensweise kein Velamen habe.

### Thuniinae.

*Thunia Marshalliana* Rchb. f. hat ein schmales sehr regelmässiges Velamen von durchgehends zwei Zelllagen Tiefe, welche beide — abgesehen von häufigen Haarbildungen der äusseren Lage — in Bezug auf ihre Grösse und die Art der Verdickung ganz gleichwerthig sind. Der radiale Längsschnitt zeigt uns in jeder der länglichen Zellen schmale bandförmige Wandverdickungen, welche in geringen Abständen ziemlich parallel fast ganz radial, hie und da auch verzweigt, in mässig enger Spirale verlaufen. Auch im Querschnitt sind nur diese radialen Bänder auf etwa schief getroffenen Längswänden zu sehen. Die innerste der Endodermis anliegende Schicht ist mit ziemlich kräftigen Horizontalleisten ausgestattet.

Die grosszellige Endodermis ist hier ohne nennenswerthe Verdickung geblieben.

Das breite Rindenparenchym hat in seiner Mitte grössere Zellen als an seinen Grenzen, auch sind die Zellen dieser Mittellage rundlicher als letztere und von kleinen Interzellularen unterbrochen.

1) a. a. O. S. 144.

2) a. a. O.

Auch die Schutzscheide ist bei *Thunia Marshalliana* ganz dünnwandig, so dass von Auslasszellen hier nicht die Rede sein kann, ebensowenig wie im *Pericambium*, welches ein sehr gering verdicktes Gefässbündel umgibt.

Dasselbe ist aus je achtzehn Xylem- und Phloëmgruppen zusammengesetzt, welche ein centrales dünnwandiges Parenchym umlagern.

### Coelogykinae.

Die vorliegende Gruppe ist bei bisherigen Forschungen unberücksichtigt geblieben. Die fünfzehn von mir untersuchten zu Coelogyne, Pholidota und Platyclinis gehörigen Arten haben in ihrem immer mehrschichtigen Velamen fast durchgehends eine besondere Ausbildung der an die Endodermis grenzenden Lage, so zwar, dass dieselbe aus grösseren gleichmässigen, mehr cubischen Zellen besteht, als die übrigen Schichten der Wurzelhülle, deren Elemente mehr in die Länge gezogen, meist in ihren Formen weniger regelmässig sind und der Wurzelaxe parallel liegen. Der Grad der Entwicklung des Velamen ist bei jeder Art verschieden, worüber nachstehende Tabelle am besten Aufschluss geben wird.

Namen	Zahl der Velamenlagen
Coelogyne fimbriata Lindl.	3
„ fuliginosa „	3—4
Platyclinis glumacea Benth.	3—4
„ filiformis „	3—4
Coelogyne barbata Lindl.	4—6
„ flaccida „	5
„ cristata „	5—6
„ speciosa „	5—6
Pholidota floribunda „	5—6
„ imbricata „	5—6
Coelogyne spec. Java	8
„ Parishii Lindl.	8—9
„ testacea „	8—10
„ ocellata „	9

Während die verschiedenen Formen von Coelogyne in der Zahl der Velamenlagen schwanken, ist bei Pholidota und Platyclinis hierin eine grössere Gleichmässigkeit vorhanden.

Abgesehen von der — wie oben erwähnt — besonders differenzirten innersten Velamenlage und in einigen Fällen auch der äussersten, fallen bei der Vergleichung des Velamens bei verschiedenen Arten



deutlich zwei Typen auf, welche unter sich wieder durch Uebergänge verbunden sind. Als den einen Typus möchte ich *Coelogyne cristata*, als den anderen *Coelogyne Parishii* aufstellen.

*Coelogyne cristata* hat langgestreckte, ziemlich englumige, deutlich in Längsreihen liegende Velamenzellen, deren Querschnitt ein ziemlich einförmiges Bild gibt. Die Wände sind wenig gewellt, Verdickungen in feinen Streifen nur auf etwa getroffenen Querwänden zu finden. Der radiale Längsschnitt dagegen lässt auf den Zellwänden schöne feine spirilige Membranverdickungen sehen, welche etwa unter einem Winkel von 20 bis 25° zur Wurzelaxe in geringen Abständen von einander die Zellen umlaufen.

Ganz anders ist das Velamen von *Coelogyne Parishii*. Hier (Fig. 2) zeigt der Längsschnitt die Zusammensetzung aus weniger langgestreckten Zellen von häufig etwas unregelmässiger Form, über welche die Maceration genauen Aufschluss gibt. Auch hier sind Verdickungsleisten zu sehen, jedoch sind dieselben gröber als bei *Coelogyne cristata* und verlaufen ringartig als schmale Bänder in ganz breiten Abständen in Längsrichtung von einem Ende der Zelle zur anderen. Hier und da verzweigen sie sich auch, ohne dabei stark von ihrer Hauptrichtung abzuweichen, welche indessen durch den unregelmässigen Bau der Zelle selbst häufig gestört wird. So bietet uns der Querschnitt ein überaus charakteristisches Bild: Die an und für sich etwas gewellten Zellwände erhalten durch die derben Verdickungsleisten ein eigenartig krauses Aussehen. Um diese beiden Typen gruppieren sich alle untersuchten Arten.

Der unter *Coelogyne cristata* beschriebenen Form schliessen am engsten sich an *Coelogyne flaccida* und *C. ocellata*, ferner *Platyclinis glumacea* und *Pholidota floribunda*, bei welchen allen das Velamen aus ganz ähnlichen Elementen zusammengesetzt ist. Durch etwas weniger starke Spiralleisten unterscheidet sich von der vorstehenden unbedeutend *Coelogyne barbata*, etwas mehr *C. testacea* und *fuliginosa*, bei welcher letzterer die Spiralen etwas regelmässiger und enger stehen als bei ersterer Species.

Als Uebergang zum zweiten Typus (*Coelogyne Parishii*) könnte man *Platyclinis filiformis* betrachten, deren Velamen durch ziemlich kurze Zellen mit wenigen geraden längs verlaufenden Leisten durchaus an *Coelogyne Parishii* erinnert. Die äusserste Lage dagegen mit ihren kurzen gedrungenen Haarausstülpungen zeigt die sonst äusserst seltene Erscheinung von sehr deutlichen, schönen Spiralbändern (Fig. 1), welche in regelmässigen Abständen von einander um das Haar nach dessen

Spitze laufen. Das Velamen von *Coelogyne spec. Java* ist dem von *C. Parishii* äusserst ähnlich.

*Coelogyne speciosa*, *Pholidota articulata* Lindl. und *Pholidota imbricata* bilden, ebenfalls vollständig dem Typus entsprechend, durch Verstärkung ihrer Spiralleisten und durch geringere Zahl derselben den Uebergang zu *Coelogyne fimbriata*, deren bloss dreischichtiges Velamen indessen den Typus in ganz einfacher Form noch deutlicher zeigt.

Wie oben erwähnt, ist bei allen Formen die innerste Lage von Zellen von den übrigen verschieden und zwar besonders durch weiteres Lumen und geringere Länge derselben, welcher letzterer Unterschied z. B. bei *Coelogyne flaccida* sehr stark, bei *C. fimbriata* verhältnissmässig wenig hervortritt. Während die meisten *Coelogyne*-Arten hier gar keine Verdickungsleisten besitzen, finden wir nur bei drei dem *Coelogyne cristata*-Typus folgenden Formen an dieser Stelle wenige, durchaus radial verlaufende Leisten, welche bei *Coelogyne testacea* und *Pholidota floribunda* noch ziemlich klar, bei *Coelogyne barbata* sehr undeutlich wahrzunehmen sind. Hiervon wohl zu unterscheiden ist eine ziemlich häufig vorkommende Erscheinung: Die der Endodermis anliegende Wand der innersten Velamenlage ist durchgängig mit sehr feinen parallelen Leisten bedeckt, welche in der Hauptsache horizontal um die Wurzel laufen. Bei einigen Formen ändern sie ein wenig diese Richtung, wieder bei anderen bilden sich öfters — entsprechend den darunter liegenden langen Endodermiszellen — gegen einander sich neigende Liniensysteme. Aus diesen Leisten nun erheben sich an den Zellecken oder Wänden mit Vorliebe über den kleinen Endodermiszellen Büschel feiner Stäbe, welche sich bald vereinigen und als derbe Balken angelehnt an Tangentialwände radial nach aussen verlaufend mit der gegenüberliegenden Zellwand verschmelzen.

Bald mit diesen vereint, bald ohne dieselben sind auch in dieser Gruppe bei einigen Formen die schon früher erwähnten eigenartigen Zellverdickungen über den kleinen Endodermiszellen zu finden, immer als sehr feinkörnige oder feinfaserige Bildungen. Auch hier macht sich der Unterschied der aufgestellten Typen bemerkbar. Während *Coelogyne Parishii* und die ihr am nächsten stehenden *C. speciosa*, *C. spec. Java*, *Pholidota imbricata* ganz ohne diese Faser- oder Stabkörper bleiben, sind dieselben bei den Uebergangsformen *Coelogyne fimbriata* und *Platyclinis filiformis* kräftig entwickelt und aus dichtgedrängten geraden Stäbchen zusammengesetzt. Ebenso besitzen sämmtliche dem *Coelogyne cristata*-Typus im Bau des Velamen nahe-



stehenden Arten mehr oder minder entwickelte Stabkörper. Nur unbedeutend sind sie bei *Coelogyne barbata*. Hier treten die oben erwähnten Leisten über den kleinen Endodermiszellen sehr eng zusammen und werden zudem viel feiner. Auf diesen Leisten erheben sich ganz kleine und kurze Stäbchen, so dass diese Stellen im Tangentialschnitt als äusserst fein gekörntes Liniensystem erscheinen. Bedeutend stärker finden wir diese eigenartige Verdickungserscheinung bei *Coelogyne cristata* selbst, sodann bei *C. ocellata*, *C. fuliginosa*, *C. flaccida*, *C. testacea*, bis zu *Platyclinis glumacea* und *Pholidota floribunda*, wo sie ihre schönste Ausbildung erfahren.

Die Endodermis zeigt bei den meisten Formen die Neigung, nur die nach dem Velamen zu gelegene Wand und etwas schwächer die Radialwände zu verdicken — erheblich wird diese Verdickung nur bei *Pholidota floribunda*, wo über der dünn gebliebenen, nach dem Rindenparenchym zu liegenden Wand nur ein kleines Lumen noch frei bleibt. Von den wenigen Formen, welche alle Wände ziemlich gleichmässig verstärken, steht *Coelogyne fuliginosa* mit der grössten Verdickung obenan; es folgen mit abnehmender Stärke: *Coelogyne flaccida*, *C. cristata*, *C. barbata* und *Pholidota imbricata*.

An die Endodermis anschliessend, finden wir im Rindenparenchym sehr häufig eine mittlere Region sehr grosser Zellen, welche nach Peripherie und Centrum von kleinen Zellen begrenzt wird. Dabei ist die Breite des Rindenparenchyms sehr schwankend; so ist dasselbe bei *Platyclinis glumacea* und *Pholidota floribunda* etwa drei Mal so breit als das hier gut entwickelte Velamen, bei *Platyclinis filiformis* und *Coelogyne speciosa* dagegen nur wenig mächtiger als die Wurzelhülle. Von ungefähr gleicher Breite sind Velamen und Rindenparenchym bei *Pholidota imbricata*, *Coelogyne cristata*, *C. barbata*, *C. fuliginosa*, *C. flaccida*, *C. testacea* und *C. fimbriata*. Sehr schmal dagegen ist das letztere bei *Coelogyne ocellata* und *C. Parishii*. Fast durchgängig treffen wir in diesem Gewebe schöne netzige Wandverdickungen an, welche mit Vorliebe in der Nähe der Schutzscheide oder auch der Endodermis entstehen, während andere Formen z. B. *Pholidota floribunda* sich an diese Regel nicht binden. Letztere Art zeigt schöne Spiralfaserzellen, deren Fasern beim Schneiden des Präparates sich leicht abrollen und damit ein sehr klares Bild ihres Baues geben. Im Allgemeinen folgen die Netze in ihren Hauptlinien der radialen Richtung, verändern indessen dieselbe des öftern durch vielfache Verzweigung der Fasern. Auch hier finden von den ziemlich groben Netzen bei *Coelogyne Parishii* und *Platyclinis glumacea* alle Ueber-

gänge durch *Coelogyne testacea*, *C. spec. Java*, *C. flaccida*, *Pholidota floribunda* statt bis zu den sehr schönen, äusserst zierlichen Figuren, die wir bei *Coelogyne fuliginosa* und *C. barbata* bewundern.

Eine sehr häufige Erscheinung sei mir noch gestattet zu erwähnen: in den Schleimklumpen des Rindenparenchyms kommen dichte Pilzknäuel vor, deren Einwanderung durch die kleinen Endodermiszellen und Verbreitung von einer Zelle zur anderen oft schön zu verfolgen ist. Als besonders günstiges Object hierfür dürfte *Coelogyne testacea* genannt werden.

Wenden wir uns nun der Schutzscheide zu, so können wir, abgesehen von *Coelogyne speciosa* und *C. flaccida*, eine Verdickung aller Wände mit Ausnahme der an das Rindenparenchym anstossenden constatiren, welche letztere bloss bei *Pholidota imbricata* etwas verdickt erscheint, wiewohl bei weitem nicht so stark wie die übrigen Wände. Die stärksten Verdickungen dieser Art zeigen *Pholidota floribunda*, *Ph. imbricata*, *Coelogyne flaccida*, *C. ocellata*, *C. cristata*, *C. barbata* und *Platyclinis glumacea*, während dieselben bei anderen Formen weniger hervortretend, bei *Platyclinis filiformis* und *Coelogyne speciosa* mässig, bei *C. fimbriata* sehr schwach sind. Im Allgemeinen wechseln in jedem Querschnitt mit etwa vier bis acht verdickten Zellen zwei bis vier Auslasszellen ab; indessen besitzt *Platyclinis filiformis* immer nur eine solche Auslasszelle vor jedem Xylembündel, *Platyclinis glumacea* und *Coelogyne flaccida* je ein bis zwei. *Pholidota floribunda* versieht nicht selten auch ihre ein bis zwei Auslasszellen mit mässiger Verdickung. Als besondere Merkmale wären noch anzuführen die auffallend grosslumigen Zellen der Schutzscheide bei *Platyclinis filiformis* und eine regelmässige leichte Einwölbung der verdickten Schutzscheidezellen in das Gefässbündel hinein bei *Coelogyne fuliginosa*.

Das Pericambium hat ebenfalls meist Verdickung aufzuweisen, indessen ist die Zahl der verdickten Zellen kleiner und die der Auslasszellen grösser als bei der Schutzscheide. Irgend Auffallendes hat sich dabei im untersuchten Material nicht gefunden.

Auch das Gefässbündel zeigt Variation bloss in Beziehung auf die Anzahl der Xylemstrahlen, Stärke der Verholzung und Grösse des Durchmessers. Bei den meisten Formen überwiegt im Querschnitt bei weitem der Gefässbündelstrang das Rindenparenchym und Velamen. Verhältnissmässig klein ist derselbe bei *Platyclinis glumacea*, *Pl. filiformis*, *Coelogyne Parishii* und *C. flaccida*. Die Anzahl der einzelnen Xylemstrahlen variirt dabei ausserordentlich und schwankt von sechs bis fünfundzwanzig. Ebenso sind auch die einzelnen Phloëm- und



Xylemgruppen von verschiedener Ausdehnung. So ist das Phloëm bei *Platyclinis filiformis* mit sechs und bei *Coelogyne speciosa* mit acht Xylemstrahlen sehr gross entwickelt, während bei erhöhter Zahl von Strahlen auch die einzelnen Gruppen verhältnissmässig kleiner werden. Auch hier sei es gestattet, durch eine Tabelle die Uebersicht zu erleichtern.

Namen	Zahl der Strahlen
<i>Platyclinis filiformis</i>	6
<i>Coelogyne speciosa</i>	8
„ <i>flaccida</i>	8
„ <i>Parishii</i>	8
„ <i>fimbriata</i>	11
<i>Platyclinis glumacea</i>	12
<i>Pholidota imbricata</i>	13
„ <i>articulata</i>	16
<i>Coelogyne barbata</i>	16
„ <i>ocellata</i>	17
„ <i>spec. Java</i>	18
„ <i>testacea</i>	18
„ <i>cristata</i>	19
<i>Pholidota floribunda</i>	20
<i>Coelogyne fuliginosa</i>	25

Ein centrales Parenchym ist bei den meisten dieser Formen zu finden; nicht sehr gross ist dasselbe bei *Coelogyne speciosa*, *C. fimbriata*, *C. cristata*, *C. flaccida* und *Platyclinis glumacea*, während alle übrigen ein umfangreiches solches Parenchymgewebe besitzen. Vergleicht man diese Angaben mit obiger Tabelle, so ist leicht zu ersehen, dass Wurzeln mit vielen Strahlen ein verhältnissmässig grösseres centrales Parenchym haben als solche mit wenigen Strahlen. Ganz verholzt ist letzteres bloss bei *Coelogyne Parishii* und *Platyclinis filiformis*.

Von allen bisher beschriebenen *Coelogyne* zeigt die ostindische Gattung *Pleione* mancherlei Abweichungen. Entgegen den immergrünen *Coelogyne* etc. sind bei *Pleione* Knollen, Wurzeln und Blätter einjährig.

Das Velamen ist bei *P. praecox* Wall. nur einschichtig; die langgestreckten Zellen, häufig zu Haaren ausgestülpt, sind mit schwachen Verdickungsleisten versehen, welche dieselben im Winkel von etwa  $80^{\circ}$  zur Längsachse in geringen Abständen spiralig umlaufen. Insofern steht also *Pleione* im Velamen *Coelogyne cristata* näher als *C. Parishii*. Die an die Endodermis angrenzende Wand hat keine besondere Ausbildung, auch fehlt jede Andeutung der Stabkörper.

Die Endodermis fällt durch das grosse Lumen ihrer fast unverdickten Zellen auf.

Ziemlich breit ist das Rindenparenchym entwickelt, welches wenig Zellen mit einzelnen verzweigten schwachen Leisten aufweist. In besonderer Schönheit sind hier eingewanderte Pilzhypen zu beobachten.

Wie die Endodermis ist auch die Schutzscheide kaum verdickt, die nach aussen gelegene Wand ganz dünn und das Pericambium erfährt nur geringe Verdickung.

Das Gefässbündel ist achtstrahlig, die Gefässe sind auffallend dünnwandig und besonders gleichmässig zu Strahlen angeordnet, welche von den Phloëmgruppen durch stark verholzte Partien getrennt sind. Die Mitte der Wurzel nimmt ein unverholztes Parenchym ein.

### Liparidinae.

Nach Chatin<sup>1)</sup> hat „*Liparis lancifolia*“ ein nur einschichtiges Velamen. Leitgeb<sup>2)</sup> berichtet über *Liparis longipes* Lindl. und *Oberonia myriantha* Lindl.

Das Velamen der Ersteren<sup>3)</sup> ist danach dreischichtig und mit „spiralg-netzförmigen“ Verdickungen versehen; *Oberonia myriantha*<sup>4)</sup> besitzt fünf Schichten mit „Spiralfasern“.

Die Endodermis dieser Pflanze ist stark verdickt<sup>5)</sup>.

Im Rindenparenchym von *Liparis* (*Stichorchis*) *longipes*<sup>6)</sup> finden sich häufig feine Spiralfaserzellen, welche auch ich bei anderen Liparidinen sehr schön beobachtet habe.

Die Schutzscheide ist hier schwach verdickt.

Ich habe *Liparis elata* Lindl., *Stichorchis parviflora* Pfitz., *St. longipes* Pfitz. und *Microstylis Scottii* J. D. Hook untersucht.

Von diesen ist *Liparis elata* als Erdbewohner ohne Velamen. Doch sind auch bei den drei übrigen Formen die Velamina schwach entwickelt: bei *Microstylis Scottii* und *Stichorchis parviflora* bloss einschichtig, bei *St. longipes* zweischichtig. Bloss *St. parviflora* entwickelt spiralgige bis netzförmige Verdickungen, deren Hauptlinien ungefähr radial verlaufen. Bei *Microstylis* ist eine derartige Differenzierung durch seltene feine Poren vertreten. Bei allen fehlt jede besondere

---

1) a. a. O. S. 11, Anm. 1.

2) Luftwurzeln.

3) Ebenda S. 196.

4) Ebenda S. 196.

5) Ebenda S. 199.

6) Ebenda S. 202.



Ausbildung der innersten an die Endodermis stossenden Wand, sowie jede Andeutung der Stabkörper; doch bemerken wir bei *Stichorchis longipes* über den langen Endodermiszellen grosse schiefgestellte Poren, ähnlich wie die früher bei *Paphiopedilum insigne* erwähnten.

Die Endodermis ist durchgehends grosslumig, bei *Stichorchis parviflora* und *St. longipes* mässig verdickt mit geringer Bevorzugung der äusseren Wand, bei *Microstylis* dünnwandig.

Im Allgemeinen ist das Rindenparenchym breit und gut entwickelt, aus ziemlich gleichförmigen Zellen zusammengesetzt, zumal bei den *Stichorchis*-arten. Charakteristisch für die untersuchten *Liparidinen* — mit Ausnahme der erdbewohnenden *Liparis elata* — sind die mannigfachen, äusserst zierlichen Wandverdickungen, von den feinsten Netzen bis zu den gleichmässig zarten, abrollbaren Spiralfasern, welche letztere im Gegensatz zu der einzelnen ganz eng aufgewickelten Faser der *Stichorchis*-formen bei *Microstylis* zu mehreren in geringen Abständen die langgestreckten Zellen umlaufen. Dazwischen kommen auch einzelne über alle Wände schwach verdickte Zellen vor. Auch hier wieder ist häufig Zelle an Zelle mit Pilzhypen vollgepfropft.

Mit starker Verdickung der Schutzscheide macht *Stichorchis longipes* eine Ausnahme von der ganz schwachen Verstärkung derselben bei den nahe verwandten Species. Bei *Liparis elata* sind nur vereinzelte Zellen ganz wenig verdickt. Die Zahlenverhältnisse mögen in beigegebener Tabelle folgen:

	Verdickte Zellen	Auslass- zellen
<i>Stichorchis parviflora</i>	4	2
„ <i>longipes</i>	4	2—3
<i>Microstylis Scottii</i>	4	3

Das Pericambium folgt im Grade der Verdickung ganz der Schutzscheide.

Das Gefässbündel von *Stichorchis longipes* hat siebzehn Holzstrahlen, *Liparis elata* hat deren vierzehn, *Stichorchis parviflora* und *Microstylis Scottii* je neun. Auch hier hat *Stichorchis longipes* den stärksten Grad von Verdickung aufzuweisen, welche bis in das Centrum sich fortsetzt. Auch *St. parviflora* und in viel schwächerem Maasse *Microstylis Scottii* haben das ganze centrale Gewebe verholzt, während bei *Liparis elata* ein kleines dünnwandiges Parenchym freibleibt. *Microstylis* sowie *Liparis elata* besitzen sehr schöne netzförmige Verdickungen im Holztheil.

## Polystachyinae.

Von den früher untersuchten Polystachyinen habe ich bei Leitgeb<sup>1)</sup> *Ansellia africana* Lindl. in kurzer Notiz erwähnt gefunden, wonach dieselbe ein achtschichtiges Velamen und als Verdickungsart „Spiralfasern mit grossen Maschen besitzt“.

Percy Groom<sup>2)</sup> berichtet ausführlicher über *Bromheadia alticola* Ridl. und *B. palustris* Lindl.

Das Velamen beider ist ganz gleich gebildet und besteht aus zwei Zelllagen. Die Zellen der äusseren Schicht haben stark verkorkte Wände und ihre inneren Wände sind ausserordentlich verdickt und von Porencanälen durchzogen. In der inneren Schicht haben die Zellen dünne Wände, welche sehr zarte netzige Verdickung zeigen. Bei *Bromheadia alticola* hat Percy Groom in der inneren Hälfte jedes Zellendes (der inneren Velamenlage) eine locker zusammenhängende, schwarzbraune Substanz gefunden, welche besonders auffallend über den Auslasszellen ist, da die letzteren tiefer liegen als die übrigen exodermalen Zellen. Dünne Schnitte zeigten, dass sie aus feinen, durcheinandergehenden Fäden aufgebaut sind, welche eine schwammartige Masse bilden. In jungen Zellen stehen die Fäden zumeist senkrecht auf der Innenwand dieser Velamenzellen und hängen eng mit ihnen zusammen. Groom vergleicht wohl nicht ganz richtig diese Erscheinung von zweifellos centripetaler Wandverdickung mit den centrifugal entstandenen Stäben in den Interzellularräumen bei Marattiaceen. Ich werde später bei einer vergleichenden Besprechung der Stabkörper hierauf zurückkommen. Ueber das Velamen von *Bromheadia palustris* erfahren wir, dass es sehr leicht abreisst.

Die langen Zellen der Endodermis von *Bromheadia alticola* besitzen jeweils nur eine dünne Schicht von Protoplasma. [Leitgeb<sup>3)</sup> und Janczewski<sup>4)</sup> finden Protoplasma bloss in den kleinen Endodermiszellen.]

Im Rindenparenchym von *Bromheadia palustris* kommen gelegentlich kleine Gruppen von Zellen mit verholzten netzigen Verdickungen vor. Auch hier wandern Pilze ein, welche jedoch in den Theilen der Wurzel sich nicht finden, wo das Velamen noch erhalten ist. Percy Groom möchte diesen Umstand durch die „Thatsache, dass Hyphen die dicke Aussenlage des Velamen nicht durchdringen können“, er-

---

1) Luftwurzeln S. 197.

2) a. a. O. S. 150.

3) Luftwurzeln S. 200.

4) a. a. O. S. 59.



klären. Er bringt auch die Abwesenheit von „Mycorrhiza“ bei *Bromheadia alticola* mit ihrem festeren und dauerhafteren Velamen in Zusammenhang. Diese Ansicht ist jedoch durch eine grosse Anzahl von Beispielen zu widerlegen, in welchen das dickste Velamen nicht die Einwanderung von Pilzhypen verhindern kann (z. B. *Cattleya Harrisonii*, *Laelia anceps*, *Coelogyne testacea* etc.).

Ich untersuchte *Polystachya pubescens* Rchb. f. Das drei- bis vier-schichtige Velamen ist aus ziemlich ungleichen Zellen aufgebaut. Die Tangentialwände zeigen feine parallele Verdickungsleisten, wenn auch nicht so regelmässig wie die bereits öfters beschriebene, an die Endodermis grenzende Velamenwand z. B. bei den *Coelogyne*-n. Aus diesen Leisten steigen Fasern empor, welche sich bald zu einem Balken vereinigen, radial nach Aussen streben und wieder in einzelne Fasern zerfallend in die Leisten der gegenüberliegenden Tangentialwand übergehen.

Die Grenz wand gegen die Endodermis entbehrt ebenfalls nicht kleine Parallelleisten, auf welchen sich über den kleinen Endodermiszellen ziemlich starke Stabkörper gebildet haben.

Von den auffallend grosslumigen Zellen der Endodermis sind jeweils bloss drei Seiten — Aussen- und Seitenwände — mässig verdickt; die Innenwand bleibt dünn.

In dem sehr breiten Rindenparenchym sind hie und da äusserst feine netzförmige Verdickungen bei genauer Beobachtung zu finden.

Auch die Schutzscheide ist nur wenig, dabei die nach Aussen gelegene Wand fast gar nicht verdickt. Wir sehen dabei im Querschnitt immer sechs etwas verdickte mit drei Auslasszellen abwechseln.

Das Pericambium ist normal ähnlich der Schutzscheide gebaut, indessen allseitig verdickt.

In dem sehr kleinen Gefässbündel sind neun Holzstrahlen und neun sehr kleine Phloëmgruppen vorhanden. Das kleine centrale Parenchym ist unverholzt geblieben.

### Pleurothallidinae.

Aus früheren Untersuchungen liegen Bemerkungen vor über *Physosiphon Loddigesii* Ldl. bei Chatin<sup>1)</sup>, *Pleurothallis prolifera* Ldl. bei Chatin<sup>2)</sup>, *Pl. spathulata* bei Chatin<sup>3)</sup>, *Pl. ophiocephala* Lindl. bei Oudemans<sup>4)</sup>, *Pl. planifolia* Hort. bei Leitgeb<sup>5)</sup>.

1) a. a. O.

2) Ebenda.

3) Ebenda.

4) a. a. O.

5) Luftwurzeln.

Nach Chatin<sup>1)</sup> besitzt *Pleurothallis prolifera* kein Velamen. *Pleurothallis planifolia* hat nach Leitgeb<sup>2)</sup> zwei Velamenschichten, wovon die erste spiralfaserig, die zweite netzmaschig verdickt ist. Chatin berichtet über das Rindenparenchym<sup>3)</sup> von *Pleurothallis prolifera* und *Pl. spathulata*. Bei Ersterer sind die Zellen „regelmässig getüpfelt“, bei Letzterer mit Tüpfeln, Streifen und Spiralen versehen. *Pleurothallis spathulata* und *Physosiphon Loddigesii* sind bis in's Centrum<sup>4)</sup> verholzt.

Ich habe aus dieser sehr interessanten Gruppe neun Arten einer Untersuchung unterzogen. Alle haben ein verhältnissmässig schmales Velamen, wobei folgende Zusammenstellung den Ueberblick erleichtern möge:

Namen	Zahl der Velamenlagen
<i>Physosiphon Loddigesii</i> Ldl. . . . .	2
<i>Pleurothallis nemorosa</i> Barb. Rodr. . . . .	2
<i>Cryptophoranthus Dayanus</i> (Rehb. f.) Rolfe	2—3
<i>Scaphosepalum verrucosum</i> Pftz. . . . .	2—3
<i>Restrepia Falkenbergii</i> Rehb. f. . . . .	2—3
<i>Octomeria graminifolia</i> R. Br. . . . .	2—3
<i>Masdevallia amabilis</i> Rehb. Warsz. . . . .	ca. 3
<i>Pleurothallis sicaria</i> Lindl. . . . .	3
„ <i>velaticaulis</i> Rehb. f. . . . .	3—5

Bei allen vorgenannten Arten sind einzelne Velamenlagen besonders entwickelt. So tritt häufig die äusserste Schicht in Gegensatz zu den inneren. Bei den meisten macht sich schon ein Unterschied in der Grösse bemerkbar: so ist die äusserste Lage viel kleinzelliger als die übrigen bei den untersuchten Arten von *Octomeria* und *Masdevallia*, *Pleurothallis velaticaulis*, *Physosiphon Loddigesii*, umgekehrt grosszelliger als diese bei den untersuchten *Cryptophoranthus* und *Restrepia*. Bei *Restrepia* und *Scaphosepalum verrucosum* ist die äusserste Lage meist zerstört, zumal die Aussenwand selten erhalten. Besonders auffallende Unterschiede liegen jedoch in der Art der Wandverdickungen vor, deren Typen mir vor der genaueren Beschreibung der Species vorzuführen gestattet sei.

Durchgehends fand sich die Neigung, etwaige Verstärkungen parallel zur Wurzeloberfläche anzulegen, sei es, dass ganze Tangential-

1) a. a. O. S. 8.

2) Luftwurzeln S. 196.

3) a. a. O. S. 13.

4) Ebenda S. 16.



wände in dieser Weise besonders verdickt, sei es, dass horizontale und verticale Radialwände mit mehr oder minder zahlreichen, einfachen oder verzweigten, tangential verlaufenden Bändern und Leisten versehen werden.

Im ersten Fall entsteht die für manche hierhergehörige Form so charakteristische Zeichnung, welche etwa in *Scaphosepalum verrucosum* ihren einfachsten Vertreter hat. Der Querschnitt (Fig. 3) bringt uns hier zwei bis drei Lagen von gleichmässigen, etwa quadratischen Zellen zu Gesicht, deren Tangentialwände auf der Grenzlinie der beiden äusseren Schichten ausserordentlich stark, auf der inneren Schichtengrenze weniger verdickt sind. Diese Erscheinung setzt sich auch auf die radialen Verticalwände nach aussen zu fort, um sehr bald ganz unvermittelt abzubrechen. Auf noch kürzere Strecken hin sind die Radialwände nach innen zu verdickt. Alles andere ist ganz dünnwandig, so dass hier äusserst eigenartige Bilder entstehen. Während diese sehr starken Verdickungen bei *Scaphosepalum verrucosum* und *Pleurothallis nemorosa* (Fig. 6) continuirlich sind, haben sich bei *Restrepia Falkenbergii* (Fig. 7) grosse unregelmässige Poren mit dünner Zwischenwand eingeschoben. Auch die Verdickungen sind hier ungleich, setzen sich auf den Radialwänden kürzer oder länger fort und zeigen nicht die ziemlich glatte Oberfläche wie etwa *Scaphosepalum verrucosum*. Sie beschränken sich fast ausschliesslich auf die Grenze zwischen der an die Endodermis grenzenden und ihrer Nachbarschicht. Ausserhalb dieser scheint das Velamen äusserst hinfällig zu sein. In erhaltenen Stücken dieser äusseren Lagen waren die beschriebenen Verdickungen selten und meist gering ausgebildet. Noch deutlicher von einander getrennt sind dieselben bei *Cryptophoranthus Dayanus* (Fig. 4), hier ausschliesslich auf die Grenze der zwei innersten Velamenlagen beschränkt. Sehr kräftig sind sie entwickelt im ganzen schönggebauten Velamen von *Pleurothallis sicaria*. Die erste Schicht (von aussen) verstärkt im Querschnitt gesehen die ganze Grenzwand nach der nächstinneren Zelle, ebenso die Radialwände ganz mit Ausnahme eines grösseren oder kleineren Mittelstücks. Die zweite Lage hat dicke Grenzwände nach aussen und innen, lässt dagegen die Radialwände fast ganz dünn. Die dritte und innerste Schicht verdickt die Grenzwand nach aussen und ein kleines Stück der Radialwände nach aussen abnehmend von der an die Endodermis stossenden Wand her.

Im zweiten oben beschriebenen Fall entsteht eine nicht minder charakteristische Zeichnung, für welche wir etwa *Physosiphon Loddi-*

gesii als Beispiel nennen können. Die äusserste Lage ist kleinzellig, die zweite dagegen aus grosslumigen länglichen Zellen gebildet, deren schmale Enden auf der Endodermis einerseits und der äusseren Schicht andererseits aufsitzen. Die verdickten verticalen Radialwände sind von gestreckten Poren derartig durchzogen, dass schöne Netze entstehen, deren Leisten jeweils nur einen Winkel von wenigen Graden mit der Längsaxe bilden. Bei *Pleurothallis velaticaulis* (Fig. 5) sind diese Netze ebenfalls vorhanden, doch sind sie unregelmässig, die Poren sehr gross, die verdickten Balken mehrfach verzweigt und von verschiedener Breite. *Octomeria graminifolia* hat noch grössere dünne Stellen; hier sind nur noch feine Leisten, welche ziemlich ungleich, jedoch in der Hauptsache horizontal laufen. Bei *Masdevallia amabilis* bestehen ähnliche Verhältnisse, doch sind die Leisten viel seltener und undeutlicher.

Die erwähnte Abweichung der äussersten Schicht von den übrigen besteht übrigens nicht bloss in Grössenunterschieden. Während die meisten der zuerst beschriebenen Formen ausser der eigenartigen starken Verdickung der Tangentialwände gar keine Verstärkung anderer Wände zeigen, bildet *Cryptophoranthus Dayanus* (Fig. 4) mit seltenen, ziemlich tangential verlaufenden Spiralen in den äussersten ein bis zwei Schichten den Uebergang zu den Arten der zweiten Abtheilung, wie *Physosiphon Loddigesii*, *Octomeria graminifolia* etc. In der äussersten kleinzelligen Lage des Velamen bei *Physosiphon Loddigesii* finden wir feine Spiralen in mässigen Abständen in geringem Winkel mit der Längsaxe. Dieselben Spiralen, nur noch weniger dicht und unregelmässiger, besitzen die entsprechenden sehr kleinen Zellen von *Octomeria graminifolia*. *Masdevallia* bildet wenige, schwache Leisten in tangentialer Lage aus und bei *Pleurothallis velaticaulis* (Fig. 5) endlich bleibt die äusserste Schicht fast ohne alle Verdickung.

Wie so häufig, ist auch hier bei einigen Arten die an die Endodermis grenzende Wand mit besonderen Verdickungen versehen. So haben *Physosiphon Loddigesii*, *Pleurothallis velaticaulis* und *Masdevallia amabilis* feine, meist horizontal um die Wurzel laufende Leisten; bei *Scaphosepalum verrucosum* sind dieselben etwas gröber und haben die Eigenthümlichkeit, dass sie über den kleinen Endodermiszellen aus einander weichen und diese im Kreise umgeben.

Merkwürdige Verdickungen, ähnlich jenen der Tangentialwände der zwei inneren Schichten, bildet *Chryptophoranthus Dayanus* auf dieser Wand zu beiden Seiten der radialen Verticalwände der an die Endodermis stossenden Velamenzellen (Fig. 4 b). Doch sind dieselben



nur selten und, wiewohl ziemlich stark, doch nur von geringem Umfang. Ganz glatt ist die besprochene Wand bei *Restrepia Falkenbergii*, *Pleurothallis sicaria*, *Pl. nemorosa* und *Octomeria graminifolia*.

Im Anschluss an diese Sonderausbildung der an die Endodermis grenzenden Wände muss ich auf die ebenfalls hierhergehörigen, den Stabkörpern entsprechenden Zellverdickungen über den kleinen Endodermiszellen aufmerksam machen, welche in dieser Gruppe sehr eigenartige Formen zeigen und mit den seltsamen Verdickungen der Tangentialwände mancherlei Ähnlichkeit haben. Sehr einfach sind diese Körper bei *Octomeria graminifolia*, wo über den kleinen Endodermiszellen eine kräftige Platte ohne Differenzirung liegt. Anders bei *Cryptophoranthus Dayanus* (Fig. 4 a und 4 b) und *Restrepia Falkenbergii* (Fig. 7). Bei diesen beiden hat an der bezeichneten Stelle die Zellwand eine äusserst starke Verdickung gebildet, welche in der Aufsicht ungefähr oval mit mancherlei Einbuchtungen und Ausladungen sich darstellt. Diese Platte ist durchzogen von mehreren sehr grossen, verzweigten Porenkanälen mit äusserst unregelmässigen Contouren, der Art, dass — zumal bei *Restrepia* — diese Körper den Eindruck von zwei bis drei breiten und dicken, wenig verästelten Balken machen, welche durcheinander gelegt eine ovale Fläche ausfüllen. *Cryptophoranthus* zeigt in diesen wie in den übrigen Velamenverdickungen noch mehr Regellosigkeit in der Zeichnung als *Restrepia*. Dabei sind jedoch diese Balken — im Gegensatz zu den bisher bei anderen Gattungen beschriebenen feinfaserigen Stabkörpern — meist unzertheilt und massiv. Nur der Querschnitt und Längsschnitt lassen bei *Cryptophoranthus* (Fig. 4 a) selten geringe Höhlungen sehen, welche parallel der Zellwand auf kleine Strecken verlaufen.

Die Oberfläche der besprochenen Bildungen ist rauh, mit verschiedenen Einbuchtungen und einzelnen kurzen dicken, meist gebogenen Balken, welche senkrecht nach der Wurzeloberfläche zu streben. Man wird diese drei bei *Octomeria*, *Restrepia* und *Cryptophoranthus* gefundenen Stabkörper über den kleinen Endodermiszellen als die einfachsten vorkommenden Formen derselben auffassen dürfen. Alle übrigen mir bekannt gewordenen derartigen Gebilde sind complizirter gebaut, insofern eine Menge mehr oder minder lange Zäpfchen bis Stäbchen sich senkrecht zur zugehörigen Zellwand von dieser erheben, und verdienen daher mehr den auch bisher gebrauchten Namen „Stabkörper“.

Zu diesen sind auch die bei *Scophosepalum verrucosum*, *Physosiphon Loddigesii* und *Pleurothallis velaticaulis* vorkommenden Wand-

verdickungen zu zählen. Die letztgenannte Art legt nur mässig lange und dicke Fasern an; bei *Physosiphon Loddigesii* gar sind auf den über die kleinen Endodermiszellen weglaufenden feinen Leisten der an diese grenzenden Velamenwände nur ganz kurze Höckerchen zu finden. Interessante Bildungen zeigt uns *Scaphosepalum verrucosum*. An den betreffenden Stellen sind senkrecht stehende, kurze gedrungene Zapfen entstanden. Ausserdem geht über diesen ganzen Stabkörper noch eine Reihe von Strängen und Fasern ungeordnet hinweg, welche sich bis unter die oben erwähnten, um die Stabkörper herumlaufenden Leisten der an die Endodermis stossenden Wand verfolgen lassen, wo sie dann mit diesen sich vereinigen. Man gewinnt daraus den Eindruck, als seien diese Stränge über den kleinen Endodermiszellen die ursprünglichste dieser Verdickungserscheinungen, und es seien dann später die öfters erwähnten Leisten und vielleicht noch später die Stabkörper entstanden, welche Letztere dann jene Stränge in die Höhe gehoben hätten. *Masdevallia amabilis*, *Pleurothallis sicaria*, *Pl. nemorosa* besitzen keinerlei Sonderbildungen an analoger Stelle.

Die Endodermis weist nur in wenigen Fällen bedeutende Verdickung auf, so z. B. bei *Pleurothallis sicaria* und noch mehr bei *Octomeria graminifolia*. Bei letzterer Form ziehen sich im Querschnitt Porenkanäle etwa in der Mitte der Radialwände von einer Zelle zur anderen. *Octomeria* bietet zudem die ausserordentlich seltene Erscheinung, dass auch die kleinen Zellen sich stark verdicken, jedoch nur die äussere Tangentialwand und nach innen abnehmend die Radialwände, im Gegensatz zu den langen Endodermiszellen, welche alle Wände gleichmässig mit geringer Bevorzugung der äusseren Tangentialwände verstärken. Von diesen Verhältnissen haben wir nun alle Uebergänge von der schwachen, ziemlich gleichmässigen Verdickung aller Wände bei *Pleurothallis nemorosa* über die leichte Verstärkung der äusseren Tangentialwände mit geringer Beteiligung der Radialwände bei *Masdevallia amabilis* und *Physosiphon Loddigesii* mit dünnen Radialwänden bei *Cryptophoranthus Dayanus*, *Pleurothallis velaticaulis* und *Scaphosepalum* zu der vollständig dünnwandigen Endodermis von *Restrepia Falkenbergii*.

Durch ein sehr breites Rindenparenchym zeichnen sich *Masdevallia* und *Scaphosepalum verrucosum* aus. *Masdevallia* baut — ähnlich wie *Octomeria graminifolia* — dieses Gewebe aus ziemlich gleich grossen Elementen auf, während die übrigen *Pleurothallidinen* eher eine Neigung zeigen, eine oder mehrere mittlere Reihen grossen Zellen nach Endodermis und Schutzscheide zu mit bedeutend kleineren Zellen



zu begrenzen. Die mittlere Reihe ist ganz besonders grosslumig bei *Cryptophoranthus Dayanus* und *Restrepia Falkenbergii* (Fig. 7), zwei Formen, welche auch sonst in ihrer Wurzelanatomie mancherlei Aehnlichkeit zeigen. Nicht sehr häufig sind Verdickungserscheinungen im Rindenparenchym dieser Gruppe, doch finden wir einzelne schöne netzförmige Verdickungen bei *Restrepia Falkenbergii* (Fig. 7), *Physosiphon Loddigesii* und *Pleurothallis velaticaulis*. Bei *Cryptophoranthus Dayanus* besitzen einige Zellen äusserst feine Poren, zum Theil klein und rundlich, zum Theil langgestreckte Netze; *Pleurothallis sicaria* verdickt einzelne Zellen ganz schwach allseitig. Bei *Cryptophoranthus Dayanus*, *Restrepia Falkenbergii*, *Octomeria graminifolia* und *Masdevallia amabilis* zeigen sich sehr schöne Pilzknäuel. Die letztgenannte Species ist auch durch besonderen Stärkereichthum ausgezeichnet.

Die Verdickungsart der Schutzscheide ist bei sämtlichen Formen eine allseitig gleichmässige. Wir finden dieselbe ziemlich mässig bei *Physosiphon Loddigesii*, *Pleurothallis velaticaulis* und *Pl. nemorosa*, kräftiger schon bei *Masdevallia amabilis* und *Pleurothallis sicaria*, ausserordentlich stark endlich bei *Cryptophoranthus Dayanus*, *Restrepia Falkenbergii*, *Scaphosepalum verrucosum* und *Octomeria graminifolia*. Die Zahlen der verdickten Zellen gegenüber den unverdickten im Querschnitt seien in einer Tabelle nebeneinandergestellt:

Namen	Verdickte Zellen	Auslasszellen
<i>Masdevallia amabilis</i> . .	1—2	4—6
<i>Octomeria graminifolia</i> .	3	2
<i>Physosiphon Loddigesii</i> .	3—5	2—4
<i>Scaphosepalum verrucosum</i>	4	2
<i>Pleurothallis sicaria</i> . . .	4	2
<i>Restrepia Falkenbergii</i> .	4—6	2—4
<i>Pleurothallis nemorosa</i> . .	5	1—2
„ <i>velaticaulis</i> .	6—7	2—4
<i>Cryptophoranthus Dayanus</i>	7—9	3—4

Hervorzuheben ist hieraus *Masdevallia* mit dem Ueberwiegen der Auslasszellen (4—6) über die verdickten Zellen (1—2), ein Fall, der sonst sich selten findet. *Pleurothallis nemorosa* und *Scaphosepalum verrucosum* verdicken hie und da auch die Auslasszellen.

Das Pericambium ist durchweg ganz normal gebaut, meist ein wenig geringer verdickt als die Schutzscheide.

Das Gefässbündel ist meist wenigstrahlig, wie die beigegebene, nach der Strahlenzahl geordnete Tabelle zeigt:

Namen	Zahl der Strahlen
<i>Physosiphon Loddigesii</i> .	5
<i>Scaphosepalum verrucosum</i>	6
<i>Pleurothallis velaticaulis</i> .	6
<i>Cryptophoranthus Dayanus</i>	7
<i>Pleurothallis nemorosa</i> .	8
<i>Masdevallia amabilis</i> . .	8
<i>Restrepia Falkenbergii</i> .	8
<i>Octomeria graminifolia</i> .	10
<i>Pleurothallis sicaria</i> . .	11

Bloss *Pleurothallis sicaria* besitzt ein kleines centrales dünnwandiges Parenchym, welches aus etwa zwei bis vier Zellen im Querschnitt besteht. Alle übrigen Formen sind bis in's Centrum mehr oder weniger stark verholzt. Von *Physosiphon Loddigesii* war dies — wie oben erwähnt — bereits Chatin bekannt.

#### Laeliinae Ponereae.

Leitgeb<sup>1)</sup> berichtet über *Arpophyllum spicatum* La Llave. Die vier Velamentzelllagen sind spiralfaserig verdickt.

Ich fand im Velamen von *Arpophyllum* sp. vier bis sechs, von *Coelia Baueriana* Lindl. vier Zelllagen. Bei *Arpophyllum* sp. ist die innerste und äusserste dieser Lagen bedeutend kleinzelliger als die dazwischenliegenden, deren Zellen in der Richtung des Radius langgestreckt sind. In allen Zellen finden wir sehr feine radial verlaufende Leisten, die sich öfters verzweigen. *Coelia Baueriana* entwickelt alle Zellen gleichmässig. Dieselben sind hier in der Richtung der Längsaxe gestreckt und besitzen zierliche Spiralfasern, welche in mässigen Abständen etwa unter einer Neigung von 45° zur Wurzelaxe die Zellen umlaufen. Die an die Endodermis grenzende Wand ist bei beiden Arten mit feinen Leisten versehen, welche jedoch ziemlich unregelmässig, bald einander parallel, bald wirr durcheinander verlaufen. Auch halten sie nicht durchgehends eine Hauptrichtung ein, wie bei den meisten bisher untersuchten Formen.

Hervorzuheben sind die sehr grossen Stabkörper beider Arten. Sie bestehen aus feinen Stäben, die sich auf den obenerwähnten Leisten senkrecht erheben und in ihrem späteren Verlauf durcheinander gehen.

Die Endodermis ist in beiden Fällen verdickt, bei *Arpophyllum* sp. ziemlich stark, bei *Coelia Baueriana* etwas geringer. Die Verstärkung erstreckt sich auch hier wieder bloss auf die äusseren und nach innen

1) Luftwurzeln S. 196.



gleichmässig abnehmend auf die Radialwände. Die kleinen Endodermiszellen von *Arpophyllum* sp. (Fig. 8) wölben sich ganz spitz in das Velamen hinein und lassen damit die darüber liegenden Stabkörper noch grösser erscheinen.

Das Rindenparenchym ist, zumal bei *Coelia Baueriana*, reich mit verschiedenen Verdickungen versehen. Im Querschnitt durch das Rindenparenchym dieser Species fallen vor Allem eine Menge stark und allseitig verdickter Zellen auf, welche ungleich durch das ganze Gewebe hin vertheilt sind. Seltener als diese zeigen sich daneben äusserst feine Netze oder in den an die Schutzscheide angrenzenden Lagen verzweigte Verdickungsringe, welche parallel der Wurzeloberfläche um die Zellen herumlaufen. Bei *Arpophyllum* sp. sind die gleichmässig verdickten Zellen selten und schwach; dagegen finden wir besonders in den Grenzsichten nach Endodermis und Schutzscheide zu schöne zarte Netze. Im Uebrigen sind fast alle Zellen mit äusserst feinen Poren versehen.

Die Schutzscheide ist bei beiden mässig verdickt. *Arpophyllum* sp. hat im Querschnitt vier bis fünf verdickte Zellen gegen drei bis vier Auslasszellen, bei *Coelia Baueriana* wechseln fünf bis sechs verstärkte mit zwei bis drei Auslasszellen ab.

Ueber das Pericambium ist irgend Besonderes nicht zu berichten.

Das Gefässbündel ist verhältnissmässig gross; es ist bei *Arpophyllum* sp. aus je 14 Xylem- und Ploëmgruppen zusammengesetzt, bei *Coelia Baueriana* aus je zwanzig. Dabei ist das Phloëm bei *Coelia Baueriana* auffallend umfangreich. Die Verholzung ist nur gering, bei *Coelia Baueriana* bis in's Centrum durchgeführt, während *Arpophyllum* eine kleine centrale Parenchymgruppe dünnwandig lässt.

### Laeliinae Cattleyeae.

In früheren Arbeiten finden sich folgende hierhergehörige Arten erwähnt:

Brassavola venosa Lindl. bei Chatin <sup>1)</sup>			
Cattleya crispa	„	„	Leitgeb <sup>2)</sup>
„	„	„	„ <sup>3)</sup>
„	Forbesii	„	Chatin <sup>1)</sup>
„	„	„	Oudemans <sup>4)</sup>

1) a. a. O.

2) Luftwurzeln.

3) Zellverdickungen.

4) a. a. O.

<i>Cattleya Forbesii</i> Lindl.	bei Leitgeb <sup>1)</sup>
„ <i>Mossiae</i> Hook.	„ Chatin <sup>2)</sup>
„ „ „	„ Leitgeb <sup>1)</sup>
<i>Epidendrum adenocarpum</i> La Llave, Lindl.	„ Oudemans <sup>3)</sup>
„ <i>alatum</i> Lindl.	„ „ <sup>3)</sup>
„ <i>ciliare</i> Linn.	„ „ <sup>3)</sup>
„ <i>cinnabarinum</i> Salzm.	„ Percy Groom <sup>4)</sup>
„ <i>cochleatum</i> Lin.	„ Chatin <sup>2)</sup>
„ <i>crassifolium</i> L. O.	„ Janczewski <sup>5)</sup>
„ <i>elongatum</i> Jacq.	„ Oudemans <sup>3)</sup>
„ „ „	„ Leitgeb <sup>1)</sup>
„ <i>ionosmum</i> Lindl.	„ Chatin <sup>2)</sup>
„ <i>nocturnum</i> Lin., Jacq., Lindl.	„ Janczewski <sup>5)</sup>
„ <i>viridiflorum</i> Lindl.	„ Oudemans <sup>3)</sup>
„ <i>viviparum</i> Lindl.	„ „ <sup>3)</sup>
<i>Laelia anceps</i> Barkeriana Lindl.	„ Chatin <sup>2)</sup>

Nach Janczewski hat *Epidendrum nocturnum*<sup>7)</sup> ein zweischichtiges Velamen, dessen äussere Lage — mit Bevorzugung der Aussenwände gegen die Seitenwände — Spiralen besitzt, während die innere Schicht nur Poren hat. *Epidendrum elongatum* [Leitgeb]<sup>8)</sup> hat ein Velamen von zwölf Zelllagen mit grösseren Maschen und Spiralfasern. *Cattleya Mossiae* [Leitgeb]<sup>9)</sup> ist in ihrem achtschichtigem Velamen mit maschenbildenden Spiralfasern versehen. Für *Cattleya crispa* mit sechs Zelllagen gibt Leitgeb<sup>10)</sup> als Velamenverdickung Spiralfasern in kleinen Maschen, für *Cattleya Forbesii*<sup>11)</sup> mit vier Schichten gedrängte Spiralfasern an. Auf der Grenz wand gegen die Endodermis sind bei *Cattleya crispa* [Leitgeb]<sup>12)</sup> sehr enge schief gestellte Fasern vorhanden, welche über den kleinen Endodermiszellen nur ganz vereinzelt stehen. Bei *Epidendrum elongatum* [Leitgeb]<sup>13)</sup> findet man über

1) Luftwurzeln.

2) a. a. O.

3) a. a. O.

4) a. a. O.

5) a. a. O.

6) a. a. O.

7) a. a. O. S. 58.

8) Luftwurzeln S. 197.

9) Ebenda S. 197.

10) Ebenda S. 196.

11) Ebenda S. 196.

12) Ebenda S. 191.

13) Ebenda S. 191.



diesen letzteren strahlig angeordnete Poren. Percy Groom<sup>1)</sup> wiederholt Schimper's Angabe, wonach *Epidendrum cinnabarinum* trotz rein terrestrischer Lebensweise ein Velamen besitzt.

Die Endodermis ist bei *Epidendrum nocturnum* [Janeczewski]<sup>2)</sup> verdickt, bei *Cattleya crispa* [Leitgeb]<sup>3)</sup> jedoch nur in ganz geringem Grade verstärkt.

Das Rindenparenchym ist wie Chatin<sup>4)</sup> berichtet, bei *Epidendrum cochleatum* regelmässig getüpfelt, bei *Laelia anceps*<sup>5)</sup> mit Tüpfelungen, Streifen, weiten Netzen und Spiralen versehen. *Cattleya Forbesii*<sup>6)</sup> hat nach Chatin Streifen, nach Oudemans schöne Spiralfaserzellen.

Die Parenchymzellen von *Cattleya Mossiae*<sup>7)</sup> besitzen nach Chatin grosse, hübsche Arabesken, nach Leitgeb<sup>8)</sup> sind die Tangentialwände mit Poren ausgestattet.

*Laelia anceps*<sup>9)</sup> hat nach Chatin keine Schutzscheide. *Cattleya Mossiae* und *C. Forbesii* [Leitgeb]<sup>10)</sup> verdicken beide ihre Schutzscheide, erstere stark, letztere in geringerem Maasse.

Von *Laeliinae Cattleyeae* sind von mir folgende Formen untersucht worden:

<i>Epidendrum ambiguum</i> Rehb. f.	<i>Barkeria melanocaulon</i> Rich. et Gal.
Lindl.	<i>Cattleya guttata</i> var. Leopoldi.
„ auritum Lindl.	„ Harrisonii Batem.
„ ciliare Linn.	„ Skinneri Batem. Lindl.
„ equitans Lindl.	<i>Laelia anceps</i> Lindl.
„ ionosmum „	„ autumnalis Lindl.;
„ radiatum „	„ superbiens Lindl.
„ tigrinum „	<i>Brassavola rhopallorrhachis</i> Rehb. f.
<i>Broughtonia sanguinea</i> Hook.	<i>Leptotes bicolor</i> Lindl.

Fast durchgehends ist das Velamen breit und gut entwickelt; als besonders günstige Beispiele mögen *Epidendrum tigrinum*, *E. ionosmum* und *Laelia autumnalis* angeführt werden. Die Zahlen der Velamenzelllagen mögen in einer Tabelle zusammengestellt werden.

1) a. a. O. S. 144.

2) a. a. O. S. 59.

3) Luftwurzeln S. 199.

4) a. a. O. S. 13.

5) Ebenda S. 13.

6) Ebenda S. 13 und Oudemans a. a. O. S. 26.

7) a. a. O. S. 13.

8) Luftwurzeln S. 202.

9) a. a. O. S. 15.

10) Luftwurzeln S. 207.

Namen	Zahl der Velamenlagen
<i>Leptotes bicolor</i> . . . . .	2—3
<i>Epidendrum ambiguum</i> . .	ca. 4
„ <i>ciliare</i> . . . . .	4—5
<i>Broughtonia sanguinea</i> . . .	4—6
<i>Epidendrum auritum</i> . . .	5
<i>Brassavola rhopallorrhachis</i> .	ca. 5
<i>Laelia superbiens</i> . . . . .	ca. 5
„ <i>anceps</i> . . . . .	ca. 5
<i>Cattleya Skinneri</i> . . . . .	5—6
„ <i>Harrisonii</i> . . . . .	5—6
<i>Epidendrum tigrinum</i> . . .	ca. 6
„ <i>radiatum</i> . . . . .	6—7
<i>Laelia autumnalis</i> . . . . .	8—10
<i>Epidendrum ionosmum</i> . . .	9—10

In den meisten Fällen ist die äusserste Lage aus verhältnissmässig kleinen Zellen gebildet, welche häufig auch in feineren Leisten verdickt sind als die übrigen Velamenzellen. Auch die innerste Lage ist manchmal kleinzellig, so bei *Brassavola rhopallorrhachis* und *Epidendrum radiatum*. Auffallend entwickelt ist diese innerste Lage bei *Leptotes bicolor* (Fig. 10). Die platten langgestreckten Zellen sind sehr gross und so gestellt, dass die zwei grossen und breiten Wände in verticalen Radialebenen liegen. Von den vier schmalen Wänden liegen je zwei horizontal, während die zwei übrigen nach Endodermis und der äusseren Zelllage zu abgrenzen. Auf die schmalen Wände sind die Verdickungen beschränkt, welche als Leisten in der Verticalebene sich um die Zelle herumziehen. Diese Beschränkung der Verdickung auf die horizontalen und tangentialen Wände ist auch bei *Barkeria melanocaulon*, *Cattleya Skinneri* und *Broughtonia sanguinea* zu beobachten. In einigen Fällen (*Cattleya Harrisonii*, *Epidendrum tigrinum* und *E. equitans*) greifen diese Leisten auch in geringem Maasse auf die verticalen Radialwände über, in stärkerem Maasse bei *Laelia superbiens*, *Brassavola rhopallorrhachis*, *Epidendrum auritum* und *E. ambiguum*. Von den vorstehenden Species weichen in dieser Beziehung ab: *Laelia anceps*, *L. autumnalis*, *Epidendrum ionosmum*, *E. ciliare*, *E. radiatum* und *Cattleya guttata*. Die Velamenzellen haben nicht die ausgesprochen plattgedrückte Form der erstbeschriebenen Gruppe; dieselben sind ebenfalls in der Längsrichtung der Wurzel gestreckt, doch sind die horizontalen Axen der Zellen beide ziemlich gleich kurz. Die Verdickungsleisten laufen hier spiralig in der Längsrichtung fortschreitend



um die Zellen — also auch auf den verticalen Radialwänden — herum. Die Spiralen sind gewöhnlich verzweigt und wenig regelmässig in ihrem Verlauf. Die Zellen greifen meist mit spitzen Kanten ineinander, so dass auf Querschnitten ein Theil der obenbesprochenen Leisten auf etwa getroffenen zu einander geneigten Längswänden zu sehen ist. Zu erwähnen ist hier auch eine hervorragende Verstärkung, welche die tangentialen Wände hie und da erfahren haben. Ich führe als Beispiele an: *Cattleya Harrisonii*, *Laelia superbiens* und *Epidendrum tigrinum*. Besonders ausgebildet ist dieselbe bei *Barkeria melanocaulon* und *Broughtonia sanguinea*, bei letzterer Species indessen bleiben die erwähnten Wände zwischen der ersten und zweiten und der zweiten und dritten Zelllage von Aussen gerechnet dünnwandig.

Die der Endodermis anliegende Wand ist bei allen untersuchten *Laeliinae Cattleyeae* mit den öfters schon erwähnten feinen Leisten versehen, welche jedoch in Stärke und Richtung mannigfach von einander differiren. Kaum erkennbar sind dieselben bei *Leptotes bicolor* und *Cattleya Harrisonii*, fast grob zu nennen dagegen bei *Epidendrum equitans*. Ebenso verschieden sind die Richtungen, in welchen sie verlaufen. Bei *Cattleya guttata* und *Epidendrum ionosmum* ziehen sie sich mehr oder minder horizontal um die Wurzel, bei *Barkeria melanocaulon* und *Epidendrum radiatum* bilden sie, entsprechend den langen Endodermiszellen, zwei jeweils unter  $90^{\circ}$  zu einander geneigte Systeme, deren einzelne Leisten etwa in einem Winkel von  $45^{\circ}$  zu der Hauptaxe stehen. Die grosse Mehrzahl der untersuchten Formen besitzt Leisten, welche in der Richtung der Längsaxe ziehen. Dieselben weichen zumeist an den kleinen Endodermiszellen auseinander; bei *Brassavola rhopallorrhachis* gehen ausserdem einige wenige Leisten über letztere hinweg. Wiewohl alle *Laeliinae Cattleyeae* Leistenverdickung der an die Endodermis grenzenden Velamenwand aufzuweisen haben, finden wir seltsamerweise Stabkörper nur in zwei Fällen. *Epidendrum tigrinum* hat an den betreffenden Stellen nur sehr feine Pünktchen oder ganz kurze Stäbchen auf den feinen Leisten der innersten Velamenwand. *Epidendrum radiatum* dagegen entwickelt ausserordentlich grosse und schöne Stabkörper, welche an späterer Stelle besonders beschrieben werden sollen.

Die Endodermis vorliegender Gruppe weist in ihren langen Zellen drei verschiedene Verdickungsarten auf. In vielen Fällen sind die an das Velamen grenzenden Wände am stärksten verdickt, während die Radialwände nach innen abnehmend in geringerem Maasse, die nach innen zu liegenden Wände gar nicht oder wenig verdickt sind.

Hierher gehören — geordnet nach dem Grade der Verdickung — folgende Formen: *Epidendrum radiatum* (mit verhältnissmässig dünnwandigen Endodermiszellen), *Laelia superbiens*, *Laelia autumnalis*, *Cattleya Harrisonii*, *Barkeria melanocaulon*, *Epidendrum ciliare*, *Leptotes bicolor*, *Laelia anceps*, *Cattleya guttata*.

Letztere Species verstärkt nicht nur die langen Zellen sehr bedeutend, sondern auch die kleinen Endodermiszellen in ziemlich hohem Grade. Die Verdickung der kleinen Zellen ist auch bei *Epidendrum ciliare* und *Leptotes bicolor* nicht selten. Bei *Epidendrum ciliare* fand ich hie und da im Längsschnitt zwei der sog. grossen Zellen nebeneinander in einer Längsreihe, so dass also auf eine kleine, gar nicht oder wenig verdickte zwei lange stark verdickte Zellen und auf diese wieder eine kleine Zelle folgen. Dabei ist jedoch jeweils eine der beiden langen Zellen bedeutend kleiner als die Schwesterzelle von normaler Grösse. Bei *Barkeria melanocaulon* fallen in den grossen Zellen im Längsschnitt auf jeder radialen Längswand eine Reihe schief gestellter ovaler Poren auf. Die kleinen Endodermiszellen wölben sich spitz in's Velamen vor. *Laelia autumnalis* zeigt in den sehr dicken, an die kleinen Endodermiszellen stossenden Wänden der langen Zellen Poren von verschiedener Tiefe, die indessen nicht ganz bis auf die primäre Wand gehen. Bei anderen *Cattleyeae* sind die langen Endodermiszellen allseitig gleichmässig verdickt, in geringstem Maasse bei *Brassavola rhopallorrhachis* und *Broughtonia sanguinea*, in etwas höherem Grade bei *Epidendrum ambiguum*, *E. ionosmum* und *Cattleya Skinneri* und ziemlich stark bei *Epidendrum tigrinum*. Bei letztgenannter Species sind die kleinen Zellen ebenfalls in's Velamen spitz vorgewölbt. Im Querschnitt fallen die Endodermiszellen bei *Brassavola rhopallorrhachis* durch ihre Kleinheit, bei *Epidendrum ambiguum* durch ihr grosses Lumen auf. Endlich zeigt sich bei *Epidendrum auritum* und *E. equitans* die nicht häufige Erscheinung, dass die an das Velamen grenzende Wand dünn bleibt, während alle übrigen eine starke Verdickung erfahren. Besonders interessant ist dabei *Epidendrum equitans* (Fig. 9, 9 a, 9 b, 9 c). Die kleinen Zellen haben im Längsschnitt die Gestalt zweier etwa gleichschenkliger Dreiecke, welche mit ihren Spitzen aufeinandergesetzt sind. Diese Figur kommt dadurch zu Stande, dass die langen Zellen sich etwa in der Mitte der verdickten Grenzwände gegen die kleinen Zellen hin in letztere spitz hineinwölben. Ganz eigenthümliche Figuren erhalten wir an günstigen Querschnitten. Hier liegt oft an die normale, dickwandige, lange Zelle mit der breiten Seite angrenzend und in die kleine Zelle mit der Spitze



vordringend ein dreieckiger verdickter ganz kleiner Zellraum. Die Erklärung dieser Figur ergibt sich aus der Betrachtung des Tangentialschnitts. Hier zeigt sich, dass in der Längsrichtung die langen Zellen häufig unter Beeinträchtigung des für die kleine Zelle ursprünglich bestimmten Raumes an dieser vorbei mit langer dreieckiger Spitze sich zwischen die in Längsrichtung folgende und die Nachbarzelle einschieben. Trifft ein Querschnitt nun gerade die kurze Zelle und einen solchen anliegenden Fortsatz der unter oder über ihr zu denkenden langen Zelle, so ist die obenbeschriebene Figur leicht zu verstehen. Nicht eben selten geschieht diese Schnabelbildung von beiden Seiten, also von unten und oben her, so dass die kleine Zelle von zwei Ausläufern in die Mitte genommen wird und der Querschnitt uns eine in der Mitte eingeschnürte dünnwandige Zelle und in die Einschnürung eingreifend zwei dreieckige Zellräume mit stark verdickten Wänden zeigt. Auf den ersten Blick bietet dies Bild zweifellos eine gewisse Aehnlichkeit mit den Schliesszellen bei Spaltöffnungen, und es ist nicht undenkbar, dass Schleiden durch ähnliche Bilder zu der Annahme von dem wirklichen Vorhandensein von Spaltöffnungen in der Endodermis verleitet wurde.

Die Breite des Rindenparenchyms schwankt von etwa einem Viertel des Radius der Wurzel (*Epidendrum ionosmum*) bis über ein Halb des Radius (*Brassavola rhopallorrhachis*). Wenn auch als Regel festzuhalten ist, dass gegen Endodermis und Schutzscheide zu einige Reihen kleinerer Zellen ein mittleres Gewebe etwas grösserer Zellen umgeben, so sind doch die Grössenunterschiede durchgängig gering. Bei einer grossen Zahl der *Cattleyeae* findet sich in den mittleren Lagen des Rindenparenchyms um jede Zelle innen herumlaufend je ein starker Verdickungsring, dessen Axe auf der Wurzelhauptaxe senkrecht steht. Diese Ringe correspondieren zumeist mit den Ringen der in derselben Schicht liegenden Nachbarzellen rechts und links, oben und unten und bilden auf diese Weise concentrische Cylinder. Im Querschnitt bilden sie mehrere concentrische Kreise von dicken Balken, im tangentialen Längsschnitt stellen sie sich als schönes regelmässiges Netzwerk dar, dessen einzelne Maschen aus je einem Ring in einer Zelle bestehen. Es sind dieselben Arten von Verdickung, welche *Leitgeb*<sup>1)</sup> z. B. für *Stanhopea tigrina* und *Percy Groom*<sup>2)</sup> für die Luftwurzeln von *Grammatophyllum speciosum* beschreiben. Nicht selten sind übrigens diese Ringe verzweigt und stellen so die

1) Luftwurzeln S. 202.

2) a. a. O. S. 146.

Verbindung mit dem Ringsystem der nach innen und aussen liegenden Nachbarzellen her. Auch Porenbildung ist häufig zu beobachten. So finden sich alle Uebergänge von den einfachen, wenig verzweigten Ringen (*Laelia anceps*, *L. autumnalis*, *Cattleya Skinneri* [Fig. 11], *Epidendrum ionosmum*) über porenreiche (*Cattleya guttata* var. *Leopoldi*) und vielverzweigte Verdickungen (*Epidendrum ambiguum*, *E. ciliare*, *E. ionosmum*, *Cattleya Harrisonii*) zu ausgesprochenen Netzverdickungen innerhalb der einzelnen Zelle (*Epidendrum ionosmum*, *Cattleya Harrisonii*). Die schönsten Ringe findet man bei *Laelia anceps* und *L. autumnalis*, die schwächsten und nur nach längerem Einwirken von Methylgrün-Essigsäure (welche besonders bei langsamer Behandlung in stark verdünntem Zustand diese Ringe sehr schön färbt) bei *Brassavola rhopallorrhachis*. An Stelle dieser Ringe findet man bei einigen hierhergehörigen Species einzelne allseitig ganz gering verdickte Zellen (*Epidendrum radiatum*, *E. tigrinum*, *E. auritum*, *E. equitans*, letztere Form mit Poren). In eigenartiger Weise verdicken *Leptotes bicolor*, *Barkeria melanocaulon* und *Broughtonia sanguinea* einzelne Rindenparenchymzellen. Ganz wenige sind allseitig gleichmässig verdickt, häufiger dagegen ist im Querschnitt eine mässige centripetale Verstärkung der Wandpartieen an den Intercellularräumen zu bemerken, während die übrigen Wandtheile fast ganz dünnwandig bleiben. Im Längsschnitt sind diese Leisten auf der ganzen Länge der Zelle, soweit diese an Intercellularräume grenzt, weniger deutlich zu sehen und erinnern darin etwa an die halbseitigen Wandverdickungen in der Wurzel von *Zamia integrifolia*.

In der Schutzscheide wechseln im Querschnitt verdickte mit Auslasszellen in verschiedenen Zahlenverhältnissen ab, über welche eine Tabelle die Uebersicht erleichtern möge:

Namen	Ver- dickte Zellen	Aus- lass- zellen	Namen	Ver- dickte Zellen	Aus- lass- zellen
<i>Broughtonia sanguinea</i>	3—4	2	<i>Epidendrum tigrinum</i> .	5—6	1—2
<i>Cattleya Skinneri</i> . .	4	2	„ <i>equitans</i> .	5—6	1—2
<i>Leptotes bicolor</i> . . .	4	2	„ <i>ionosmum</i> .	5—6	3
<i>Epidendrum radiatum</i> .	4	3	<i>Laelia superbiens</i> . .	5—7	2
<i>Laelia anceps</i> . . .	4—5	2—3	<i>Epidendrum ambiguum</i>	6	1
„ <i>autumnalis</i> . .	4—5	2—3	<i>Brassavola rhopallor-</i>		
<i>Cattleya Harrisonii</i> . .	4—5	3	rhachis . . .	6	2
<i>Epidendrum ciliare</i> . .	4—6	1—2	<i>Cattleya guttata</i> var.		
„ <i>auritum</i> .	5	3	Leopoldi . . .	7—10	2—4
<i>Barkeria melanocaulon</i> .	5—6	1			



Alle untersuchten Formen zeigen in der Schutzscheide gleichmässige Verdickung sämtlicher Wände ohne Unterschied. Als Beispiel für ganz geringen Grad derselben mögen *Laelia superbiens* und *Epidendrum* dienen, für mittelstarke Verdickung etwa *Epidendrum ciliare* und *E. tigrinum*, während die Schutzscheidezellen bei *Laelia anceps*, *Epidendrum equitans* und *Cattleya guttata* in hohem Maasse verstärkt sind. In häufigen Fällen zeigen auch die Auslasszellen mässig dicke Wandungen.

Das Pericambium ist durchgehends normal gebaut, richtet sich im Grade der Verdickung nach der Schutzscheide, lässt aber mehr Zellen dünnwandig als jene. Bei *Laelia superbiens* kommen sogar im Querschnitt immer fünf Auslasszellen auf zwei verdickte Zellen.

Der Gefässbündelstern ist meist vielstrahlig — die Zahlen schwanken zwischen acht und siebenundzwanzig, wie aus folgender Tabelle ersichtlich wird:

Namen	Zahl der Xylemstrahlen	Namen	Zahl der Xylemstrahlen
<i>Leptotes bicolor</i> . . . . .	8	<i>Barkeria melanocaulon</i> . .	15
<i>Brassavolla rhopallorrhachis</i>	9	<i>Epidendrum auritum</i> . .	15
<i>Broughtonia sanguinea</i> . .	11	„ <i>ionosmum</i> . .	15
<i>Laelia anceps</i> . . . . .	11	„ <i>tigrinum</i> . .	15
<i>Epidendrum equitans</i> . .	12	<i>Cattleya Skinneri</i> . . . .	16
<i>Laelia autumnalis</i> . . . .	13	<i>Epidendrum radiatum</i> . .	17
<i>Epidendrum ambiguum</i> . .	13	<i>Cattleya Harrisonii</i> . . .	18
<i>Cattleya guttata</i> . . . . .	13	<i>Epidendrum ciliare</i> . . .	27
<i>Laelia superbiens</i> . . . .	15		

*Epidendrum ciliare* weist mit siebenundzwanzig Xylemstrahlen die höchste Zahl unter sämtlichen von mir untersuchten Orchideenwurzeln auf. Die Verholzung bei *Laelia superbiens* ist auffallend gering, zumal im Gegensatz zu den sehr stark verdickten Holztheilen von *Epidendrum equitans*, *E. tigrinum*, *E. ciliare* und *Laelia anceps*. In fast allen Fällen bleibt ein mehr oder minder grosses centrales Parenchym unverdickt, mit Ausnahme von *Leptotes bicolor*, *Broughtonia sanguinea*, *Epidendrum equitans* und *E. tigrinum*, bei welchen auch die centralen Gewebeparthien in den Bereich der Verholzung gezogen sind.

Von Einzelheiten sei noch erwähnt: Bei *Broughtonia sanguinea* und *Barkeria melanocaulon* ist das ganze Gefässbündel von relativ sehr kleinem Durchmesser. Auffallend klein sind auch die Phloëmgruppen von *Broughtonia sanguinea* und *Epidendrum auritum*. Endlich findet man in den Zellwänden des centralen Parenchyms von *Epidendrum ambiguum* sehr zierliche Netze.

## Sobraliinae.

Leitgeb<sup>1)</sup> hat *Sobralia decora* Batem, *S. macrantha* Lindl. und Oudemans<sup>2)</sup> *S. Liliastrum* Lindl. untersucht. Für das Velamen<sup>3)</sup> von *Sobralia decora* berichtet Leitgeb von rein netzmaschiger Verdickung, später nochmals von drei Zelllagen mit Spiralfasern, auch netzmaschig verdickt. Sodann hat er bei *Sobralia macrantha*<sup>4)</sup> besonders grosse Stabkörper gefunden, die er als Erster beschrieben und als „kugelförmige Zellverdickungen“ bezeichnet hat.

Die an die Endodermis grenzenden Wände<sup>5)</sup> des Velamens zeigen bei *Sobralia decora* eine ungemein feine netzfaserige Verdickung.

Bei *Sobralia Liliastrum* und *S. macrantha* fand ich ein dreischichtiges Velamen, dessen äussere Zellreihe häufig in lange Haare ausläuft. Um die wenig gestreckten Zellen laufen einige ungleichmässig verzweigte Spiralbänder in mässigen Abständen herum, so dass sowohl im Quer- als im radialen Längsschnitt in jeder Zelle einige ziemlich radial verlaufende Leisten zu sehen sind. Die gegen die Endodermis abschliessenden Wände (Fig. 13 b, 13 c, 13 d) sind mit eigenthümlichen vielfach verzweigten und gebogenen Leisten versehen, welche in ihrer Gesamtheit sehr zierliche Ornamente ergeben. Auf diesen Leisten bauen sich bei *Sobralia Liliastrum* sowie bei *S. macrantha* (Fig. 13, 13 a) über den kleinen Endodermiszellen ausserordentlich grosse Stabkörper auf, welche für *Sobralia macrantha* in besonderer Besprechung genauer beschrieben werden sollen.

Die Endodermis verdickt in geringem Maasse nur die an das Velamen grenzenden Wände ihrer grosslumigen langen Zellen; die kleinen Zellen liegen tiefer und haben im Querschnitt ein engeres Lumen als jene.

Das relativ sehr breite Rindenparenchym bietet nichts Bemerkenswerthes dar.

In der Schutzscheide von *Sobralia Liliastrum* wechseln im Querschnitt je fünf mässig verdickte Zellen mit je zwei Auslasszellen ab. Bei *Sobralia macrantha* sind die Schutzscheidezellen stark verdickt.

Das Pericambium verhält sich ganz normal.

*Sobralia Liliastrum* hat ein fünfzehnstrahliges Gefässbündel mit grossen deutlichen Phloëmgruppen und Verholzung bis in die Mitte

1) „Zellverdickungen“ und „Luftwurzeln“.

2) a. a. O. S. 31.

3) Luftwurzeln S. 196.

4) Zellverdickungen.

5) Luftwurzeln S. 192.



der Wurzel. Die vierzehn Xylemstrahlen von *Sobralia macrantha* schliessen dagegen ebensoviele verhältnissmässig schwache Phloëmgruppen ein. Die Holztheile sind stark verdickt, lassen jedoch ein centrales dünnwandiges Parenchym frei.

### Phajinae.

Leitgeb hat *Tainia stellata* Pfitz.<sup>1)</sup>, *Chysis bractescens* Lindl.<sup>2)</sup> und *Phajus grandifolius* Lour.<sup>3)</sup> untersucht und beschrieben.

Darnach hat *Chysis bractescens*<sup>4)</sup> im Velamen drei Zelllagen. Die erste Schicht bleibt ohne Verdickung, die zweite und dritte dagegen zeigen sehr schöne Spiralfasern. Die vier bis fünf Zelllagen im Velamen von *Phajus grandifolius* sind mit Spiralfasern ausgestattet. *Tainia stellata* baut ihr Velamen aus drei bis vier Zelllagen mit spiralförmig verdickten Wänden auf; in den innersten Schichten zeigen sich hie und da spaltenförmige Poren. Die gegen die Endodermis abgrenzende Wand wird bei *Tainia stellata* ganz gleichmässig verdickt mit zahlreichen Poren über den kleinen Endodermiszellen. Die analogen Wände bei *Chysis bractescens* besitzen complicirte Leisten, resp. Fasern in ungemein feinen Wellenlinien. Bei *Phajus grandifolius* und *Chysis bractescens* ist nach Leitgeb die Schutzscheide unverdickt und nicht wahrzunehmen.

Ich füge hierzu folgende Ergänzungen:

Die äusserste Velamenlage der beiden letztgenannten Formen zeigt die Neigung ihre Zellen in lange Haare auszuziehen, welche bei *Chysis bractescens* oft verzweigt sind. Während *Chysis* deutlicher die Leitgeb'schen Spiralfasern zu erkennen gibt, fand ich bei *Phajus* eine gleichmässigere Verdickung, welche nur zahlreiche, längliche, radial gestellte Poren freilässt. Die von Leitgeb erwähnten feinen Leisten der an die Endodermis anliegenden Wand sind zumeist parallel horizontal gestellt. Bei *Chysis* sind über den kleinen Endodermiszellen körnige bis stäbchenförmige Stabkörper entwickelt. Bei *Phajus* fehlen sowohl die Leisten der Wand über der Endodermis als auch irgend welche Andeutung von Stabkörpern.

Die Endodermis beider Formen ist aus auffallend grosslumigen Zellen gebildet, welche bei *Phajus* schwach verdickt sind. *Chysis* verdickt dieselben bloss an solchen Stellen, wo das Velamen zerstört ist.

1) „Zellverdickungen“ und „Luftwurzeln“.

2) Ebenda.

3) Luftwurzeln.

4) Ebenda.

Das Rindenparenchym ist sehr breit, bei *Phajus* noch mächtiger als bei *Chysis*. Bei beiden finden sich hie und da leichte Verdickungen.

In der Schutzscheide von *Chysis* wechseln im Querschnitt je vier bis sieben schwach verdickte mit je zwei bis vier Auslasszellen ab. *Phajus* zeigt etwas mehr Verdickung, von welcher auch die eigentlichen Auslasszellen nicht immer ausgeschlossen sind, so dass bestimmte Zahlenverhältnisse hier nicht anzugeben sind. In beiden Fällen indessen war die Schutzscheide immer absolut deutlich zu unterscheiden.

Das Pericambium folgt ganz dem allgemeinen Habitus.

Das sechzehnstrahlige Gefässbündel von *Chysis* wie das zehnstrahlige von *Phajus* schliesst besonders grosse und schöne Phloëmgruppen ein. Beide lassen ein centrales Parenchym unverholzt.

### Cyrtopodiinae.

Von *Cyrtopodium* sp., einer erdbewohnenden Orchidee aus dem tropischen Amerika berichtet *Leitgeb*<sup>1)</sup>. Das Velamen mit achtzehn Zelllagen weist entfernte Spiralfasern auf. Auf der Grenzwand gegen die Endodermis zu<sup>2)</sup> sind Zeichnungen zu sehen, welche sich als „in Linien gereihte und ungemein enge Punkte“ ausnehmen.

### Catasetinae.

Von hierhergehörigen Formen findet sich bei *Chatin*<sup>3)</sup> *Catasetum lingulatum*, bei *Leitgeb*<sup>4)</sup> *Catasetum* sp. Nach letztgenanntem Autoren setzt sich das Velamen von *Catasetum* sp. aus sieben bis neun Zelllagen zusammen, deren Elemente in Form von Spiralfasern mit grossen Maschen verdickt sind. Im Rindenparenchym enthält fast jede Zelle Spiralfasern.

### Lycastinae.

*Leitgeb* hat aus dieser Gruppe folgende Species geschildert: *Xylobium pallidiflorum* Hook.<sup>5)</sup>, *X. squalens* Lindl.<sup>6)</sup>, *Bifrenaria atropurpurea* Lindl.<sup>7)</sup>, *B. Harrisoniae* Rehb. f.<sup>8)</sup>, *Lycaste tetragona* Lindl.<sup>9)</sup> und *L. tricolor* Kl.<sup>10)</sup>

Des Velamen von *Xylobium pallidiflorum* hat sieben Zelllagen, *X. squalens* deren acht<sup>11)</sup>, *Bifrenaria atropurpurea* zehn, *B. Harrisoniae* sieben<sup>12)</sup>, *Lycaste tetragona* sechs, endlich *L. tricolor* sieben bis acht<sup>13)</sup>.

1) Luftwurzeln S. 197. — 2) Ebenda. — 3) a. a. O. — 4) Luftwurzeln S. 197. — 5) Ebenda S. 197. — 6) Ebenda. — 7) Ebenda S. 197. — 8) Ebenda. — 9) Ebenda S. 196. — 10) Ebenda. — 11) Ebenda S. 197. — 12) Ebenda S. 196. — 13) Ebenda S. 197.



Die Velamenzellen von *Xylobium pallidiflorum* besitzen Spiralfasern, welche in der ersten Schicht etwas entfernter stehen als in den übrigen. Spiralfasern finden sich ebenfalls bei *Xylobium squalens*, *Bifrenaria Harrisoniae* und *Lycaste tricolor*; bei letzterer Form stehen sie etwas weiter auseinander als bei den anderen. Für *Bifrenaria atropurpurea* sind Spiralfasern mit grossen Maschen, für *Lycaste tetragona* „Spiralfasern“ angegeben. Die an die Endodermis stossende Wand ist bei *Xylobium pallidiflorum*<sup>1)</sup> mit complicirten Verdickungsleisten versehen, deren Streifen über den kleinen Endodermiszellen unregelmässig und verästelt werden, während die analogen Verdickungsfasern bei *Bifrenaria atropurpurea*<sup>2)</sup> ganz gleichmässig auch über den kleinen Endodermiszellen verlaufen. *Xylobium pallidiflorum*<sup>3)</sup> sowie *Bifrenaria atropurpurea*<sup>4)</sup> und *B. Harrisoniae*<sup>5)</sup> entwickeln im Rindenparenchym „sehr zierliche Arabesken“. Bei *Lycaste tetragona*<sup>6)</sup> und *L. tricolor*<sup>7)</sup> bilden sich engmaschige Netze.

Von *Xylobium pallidiflorum*<sup>8)</sup> wird ferner berichtet, dass das „Mark“ in arabeskenartigen Figuren verdickt sei.

### Gongorinae.

Bei Leitgeb finden sich *Gongora Jaenischii* Hort.<sup>9)</sup>, *G. luteola* Hort.<sup>10)</sup>, *Acropera Loddigesii* Lindl.<sup>11)</sup>, *Houlletia Brocklehurstiana* Lindl.<sup>12)</sup>, *Stanhopea tigrina* Batem.<sup>13)</sup>, *St. insignis* Frost.<sup>14)</sup>, *St. Wardii* Lodd.<sup>15)</sup> und *Cirrhaea fusco-lutea* Lindl.<sup>16)</sup> erörtert.

Das achtschichtige Velamen von *Gongora Jaenischii*<sup>17)</sup>, das sechsschichtige<sup>18)</sup> von *Acropera Loddigesii* und das ebenfalls sechsschichtige<sup>19)</sup> von *Houlletia Brocklehurstiana* zeigen als gemeinsame Eigenschaft<sup>20)</sup>, dass in der ersten Schicht die Richtung der Längsaxe der Zellen in der Längsstreckung der Wurzel gelegen ist, während die Zellen der tieferen Schichten nach allen Dimensionen gleich entwickelt sind. Bei allen von Leitgeb erwähnten Gongorinae sind Spiralfasern<sup>21)</sup>, vorhanden, welche bei *Gongora Jaenischii*, *Stanhopea Wardii* und *Cirrhaea fusco-lutea* Maschen bilden. *Stanhopea tigrina* mit zwölf<sup>22)</sup>, und *S. insignis* mit sechzehn<sup>23)</sup> Lagen haben das mächtigste Velamen der vorliegenden Reihe, daran schliessen sich neben den bereits genannten Formen *Cirrhaea fusco-lutea* mit neun<sup>24)</sup>, *Stanhopea Wardii*

1) Luftwurzeln S. 191. — 2) Ebenda S. 191. — 3) Ebenda S. 202. — 4) Ebenda S. 202. — 5) Ebenda S. 202. — 6) Ebenda S. 202. — 7) Ebenda S. 202. — 8) Ebenda S. 208. — 9) Luftwurzeln. — 10) Ebenda. — 11) Ebenda. — 12) Ebenda. — 13) Ebenda. — 14) Ebenda. — 15) Ebenda. — 16) Ebenda. — 17) Ebenda S. 197. — 18) Ebenda S. 196. — 19) Ebenda S. 196. — 20) Ebenda S. 189. — 21) Ebenda S. 196 u. 197. — 22) Ebenda S. 197. — 23) Ebenda S. 197. — 24) Ebenda S. 197.

mit acht<sup>1)</sup> und *Gongora luteola* mit fünf bis sechs<sup>2)</sup> Zelllagen. Ueber Haarbildung wird noch berichtet: *Acropera Lodigesii*<sup>3)</sup> besitzt Haare nur an den jüngsten Theilen; *Stanhopea tigrina*<sup>4)</sup>, *St. insignis*<sup>5)</sup>, *St. Wardii*<sup>6)</sup> entwickeln Haare nur in Berührung mit anderen Körpern. Die an die Endodermis grenzenden Wände sind bei *Gongora Jaenischii*<sup>7)</sup> mit dichtgedrängten Fasern bedeckt. Bei *Stanhopea tigrina*<sup>8)</sup> laufen die entsprechenden Streifen ganz gleichmässig über grosse und kleine Endodermiszellen hinweg.

Die Endodermis von *Acropera Loddigesii*<sup>9)</sup> ist fast gar nicht verdickt.

Bei *Houlletia Brocklehurstiana*<sup>10)</sup> zeigen die langen Zellen grosse, sich kreuzende Poren und deutliche Wellung. *Gongora Jaenischii*<sup>11)</sup> hat Poren nur auf der unteren Wand der langen Endodermiszellen.

Im Rindenparenchym von *Gongora Jaenischii*<sup>12)</sup> und *Stanhopea tigrina*<sup>13)</sup> treten nach Leitgeb Verdickungen an Längswänden auf in mehr oder minder parallel laufenden, hie und da Maschen und seitliche Fortsätze bildenden Streifen, die sich öfters durch ganze Zellreihen fortsetzen und auch auf Querswänden ein zusammenhängendes Netz darstellen. Diese Erscheinung entspricht zweifellos den bei *Laelia* und verwandten Formen beschriebenen Ringen und Netzen. *Houlletia*<sup>14)</sup> zeigt erst im Alter Verdickungserscheinungen.

### Zygopetalinae.

*Zygopetalum crinitum* Lodd.<sup>15)</sup> und *Z. Mackaii* Hook.<sup>16)</sup> hat Leitgeb beschrieben. Beiden gemeinsam ist spiralfaserige Verdickung im Velamen, welches bei *Zygopetalum crinitum*<sup>17)</sup> aus vier Zellschichten, bei *Zygopetalum Mackaii*<sup>18)</sup> aus fünf Zelllagen sich aufbaut. Letztgenannte Species wirft im Alter, besonders wenn die Wurzel in den Boden eindringt, ihr Velamen ab<sup>19)</sup>. Die Verdickungsleisten der an die Endodermis grenzenden Wände verlaufen bei *Zygopetalum crinitum*<sup>20)</sup> ganz gleichmässig über die grossen wie die kleinen Endodermiszellen.

Die Endodermis dieser Species ist fast gar nicht verdickt<sup>21)</sup>.

Im Rindenparenchym von *Zygopetalum crinitum*<sup>22)</sup> finden sich dieselben secundären, sich verzweigenden Schichten auf den Längswänden, die sich durch ganze Zellreihen fortsetzen, wie sie Leitgeb schon für *Gongora Jaenischii*<sup>23)</sup> und *Stanhopea tigrina*<sup>24)</sup> beschrieben hat.

1) Luftwurzeln S. 197. — 2) Ebenda S. 196. — 3) Ebenda S. 191. — 4) Ebenda S. 190. — 5) Ebenda S. 190. — 6) Ebenda S. 190. — 7) Ebenda S. 191. — 8) Ebenda S. 191. — 9) Ebenda S. 199. — 10) Ebenda S. 200. — 11) Ebenda S. 199. — 12) Ebenda S. 202. — 13) Ebenda S. 202. — 14) Ebenda S. 202. — 15) Ebenda. — 16) Ebenda. — 17) Ebenda S. 196. — 18) Ebenda S. 196. — 19) Ebenda S. 195. — 20) Ebenda S. 191. — 21) Ebenda S. 199. — 22) Ebenda S. 202. — 23) Ebenda S. 202. — 24) Ebenda S. 202.



## Dendrobiinae.

Von bereits untersuchten Dendrobiinae liegen vor:

*Dendrobium* sp. [Chatin]<sup>1)</sup>.

*Dendrobium moschatum* Wall.<sup>2)</sup>.

*D. cupreum* Herbert<sup>3)</sup>.

*D. Wallichianum*<sup>4)</sup> (Oudemans).

*Eria laniceps* Rehb. f. *advena*<sup>5)</sup> (Janczewski).

*Trichotosia ferox* Bl.<sup>6)</sup>.

*Dendrobium speciosum* Smith<sup>7)</sup> (Leitgeb).

Von Wichtigkeit für vorliegende Arbeit sind daraus folgende Angaben:

*Eria laniceps*<sup>8)</sup> besitzt ein einschichtiges Velamen mit netzigen Seitenwänden. Die vier Velamenschichten von *Dendrobium speciosum*<sup>9)</sup> besitzen Spiralfasern; ganz ohne Verdickung bleiben die Zellen der vier Velamenlagen von *Trichotosia ferox*<sup>10)</sup>. Die an die Endodermis grenzenden Wände von *Dendrobium speciosum*<sup>11)</sup> bilden Leisten aus, welche über den kleinen Endodermiszellen spärlicher sind und nur in etwas von ihrer ursprünglichen Richtung abweichen.

*Eria laniceps*<sup>12)</sup> verdickt in der Endodermis Aussenwand und Seitenwände ganz, letztere abnehmend bis zur Grenze der Innenwand.

In den vier Zellreihen des Rindenparenchyms von *Trichotosia ferox*<sup>13)</sup> fand Leitgeb zahlreiche kleine Poren. Aus derselben Gruppe habe ich *Eria ornata* Lindl., *Dendrobium nobile* Lindl., *D. chrysanthum* Wall., *D. aureum* Lindl. untersucht.

*Eria ornata* ist von den drei Dendrobien wesentlich unterschieden. Das Velamen ist zweischichtig, die Zellen der äusseren Schicht häufig zu kurzen, gedrunghenen Haaren ausgezogen. Alle Zellen sind mit Brocken von coagulirtem Zellinhalt erfüllt. Nirgends ist irgend welche Art von Verdickung zu entdecken. Auch die an die Endodermis grenzende Wand zeigt nicht die geringste Differenzirung.

Im Gegensatz dazu verfügen die Dendrobien über sehr zierliche Spiralverdickungen. *Dendrobium nobile* und *D. chrysanthum* mit fünf bis sechs, *D. aureum* mit vier bis fünf Zelllagen setzen ihr Velamen aus ein wenig plattgedrückt walzenförmigen, länglichen Zellen zusammen, um welche herum äusserst zierliche Spiralleisten von einem Ende gegen das andere zu laufen. Die äusserste Zellreihe ist immer aus kleinen Zellen gebildet. Eigenthümlich ist dabei die Stellung der

1) a. a. O. — 2) a. a. O. — 3) Ebenda. — 4) Ebenda. — 5) a. a. O. —

6) Luftwurzeln. — 7) Ebenda. — 8) a. a. O. S. 57. — 9) Luftwurzeln S. 196. —

10) Ebenda S. 196. — 11) Ebenda S. 191. — 12) a. a. O. S. 56. — 13) Luftwurzeln S. 202.

Velamenzellen, welche alle — mit Ausnahme der äussersten Schicht — der Hauptsache nach in radialen Längsebenen liegen. Bei *Dendrobium nobile* sitzen die Zellen der äusseren Lage mit der einen schmalen Seite den darunter liegenden an und sind mit ihrer Längsaxe senkrecht zur Wurzelhaupttrichtung gestellt. Die Zellen der übrigen Zelllagen dagegen — wiewohl ebenfalls mit den schmalen Seiten nach aussen und innen abschliessend — bilden mit ihrer Längsaxe zur Hauptaxe der Wurzel einen Winkel von ca.  $45^{\circ}$ . Die äussere Zellreihe von *Dendrobium chrysanthum* mit kleinen plattgedrückten, flach dem übrigen Velamen aufliegenden Zellen grenzt an zwei oder drei Schichten, deren walzenförmige Elemente der Wurzelaxe parallel oder bis zu  $20^{\circ}$  gegen dieselbe geneigt sind, während in den drei innersten Schichten die Zellen einen Winkel von etwa  $40^{\circ}$  zur Wurzelaxe bilden. Bei *Dendrobium aureum* endlich wird das Velamen nach aussen durch eine Reihe etwa cubischer Zellen abgegrenzt, welche eine cylindrische Platte um die Wurzel bilden. Die innern Velamenschichten bestehen aus walzenförmigen Zellen, welche mit ihren kleinen Seiten nach aussen und innen abschliessend mit ihrer Hauptaxe in einem Winkel von ca.  $50^{\circ}$  zur Wurzelhaupttrichtung stehen.

Die an die Endodermis stossende Wand weicht bei *Dendrobium chrysanthum*, *D. aureum* und *Eria ornata* in nichts von den übrigen Velamenwänden ab, auch fehlt jede Andeutung von Stabkörpern. *Dendrobium nobile* ist dagegen mit deutlichen kräftigen Leisten versehen, welche, etwa unter  $40^{\circ}$  zur Längsrichtung der Wurzel geneigt, jeweils über den langen Endodermiszellen ihre Richtung ändern.

Die Endodermis, bei *Dendrobium chrysanthum* kräftig und auch bei *D. aureum* stark verdickt, ist bei *D. nobile* ganz und *Eria ornata* fast ganz dünnwandig geblieben.

Im durchweg normal entwickelten Rindenparenchym sind nur bei *Eria ornata* in der Nähe der Schutzscheide hie und da Lagen von schwach verdickten Zellen zu finden.

Bei *Dendrobium chrysanthum* und *D. aureum* ist die Schutzscheide mässig verdickt, bei *Dendrobium nobile* und *Eria ornata* ist nur eine geringe Verstärkung zu constatiren.

Dabei wechseln im Querschnitt:

	verdickte Auslasszellen
bei <i>Eria ornata</i>	1—3 mit 3—5
„ <i>Dendrobium nobile</i>	3—4 „ 2—3
„ „ <i>aureum</i>	5—6 „ 2—3
„ „ <i>chrysanthum</i>	5—6 „ 3—4 ab.



Das Pericambium bietet nichts Bemerkenswerthes, ausser dass bei *Eria ornata* jede Verdickung fehlt.

Bei *Dendrobium aureum* ist das Gefässbündel zehnstrahlig; es besteht bei *D. chrysanthum* aus zwölf, bei *D. nobile* aus sechszehn Strahlen, während die Zahl der Letzteren bei *Eria ornata* bis auf zweiundzwanzig steigt. In keinem Fall ist die Verholzung stark zu nennen; bei *Eria ornata* und *Dendrobium nobile* sind die einzelnen Xylemstränge ausser durch die Phloëmgruppen noch durch dünnwandige Gewebepartieen getrennt. Beide Formen lassen ein centrales Parenchym unverholzt, welches bei *Dendrobium nobile* ziemlich grossen Umfang hat.

### Bolbophyllinae.

In der vorhandenen Litteratur sind folgende hiehergehörende Formen genannt: *Bolbophyllum Careyanum* Sprg. bei Chatin<sup>1)</sup>, *B. sp.*<sup>2)</sup> bei Oudemans *Sarcopodium Lobbii* Lindl.<sup>3)</sup> und *Cirrhopetalum Wallichii* Hook.<sup>4)</sup> bei Leitgeb.

Von diesen ist *Bolbophyllum Careyanum* nach Chatin<sup>5)</sup> ohne Velamen. Im Velamen von *Sarcopodium Lobbii*<sup>6)</sup> und *Cirrhopetalum Wallichii*<sup>7)</sup> sind nach Leitgeb die Verdickungsschichten nur an den Kanten abgelagert. Das Velamen besteht nur aus einer Zelllage, deren „Seitenwände an den Kanten“, die unteren Wände netzfaserig verdickt sind.

Die Grenzwand gegen die Endodermis der zwei letztgenannten Formen<sup>8)</sup> hat eine „ungemein feinfaserige Verdickung“ (wie bei *Sobralia decora*) aufzuweisen, die über den dünnwandigen Zellen aus mehreren Schichten besteht.

### Cymbidiinae.

Von früher untersuchten Formen finden sich: bei Chatin *Cymbidium sinense* Willd.<sup>9)</sup>, bei Leitgeb *C. ensifolium* Sow.<sup>10)</sup> und *C. marginatum* Lindl.<sup>11)</sup> und bei Percy Groom *Grammatophyllum speciosum* Bl.<sup>12)</sup>

Nach Leitgeb's Angaben besteht das Velamen von *Cymbidium marginatum*<sup>13)</sup> aus sieben, dasjenige von *C. ensifolium*<sup>14)</sup> aus sieben bis acht Lagen von Zellen. Letztere sind in beiden Fällen durch Spiralfasern verdickt, welche bei *Cymbidium ensifolium* sehr eng bei

1) a. a. O. — 2) a. a. O. — 3) Luftwurzeln. — 4) Ebenda. — 5) a. a. O. S. S. — 6) Luftwurzeln S. 196. — 7) Ebenda S. 196. — 8) Luftwurzeln S. 192. — 9) a. a. O. — 10) Luftwurzeln. — 11) Ebenda. — 12) a. a. O. — 13) Luftwurzeln S. 197. — 14) Ebenda S. 197.

einander stehen. Diese Species<sup>1)</sup> wirft im Alter ihr Velamen — besonders wenn die Wurzel in den Boden eindringt — ab. Die unterirdischen Wurzeln von *Grammatophyllum speciosum*<sup>2)</sup> besitzen, wie Percy Groom berichtet, ein gut entwickeltes Velamen aus elf Lagen von Tracheiden, während dasselbe bei Luftwurzeln bloss einschichtig ist. Dabei ist jede Zelle radial abgeplattet, jedoch in der Hauptrichtung der Wurzel langgestreckt. Die Wände dieser Zellen sind mit zarten, netzförmigen Verdickungen versehen, welche in rechtem Winkel zur Längsaxe der Wurzel stehen.

Die Endodermis von *Grammatophyllum speciosum* ist in der Luftwurzel dünnwandiger als in der unterirdischen Wurzel. Bei *Cymbidium marginatum*<sup>3)</sup> erfährt die äussere Wand der Endodermis eine Verdickung, welche sich auch bis etwas über die Mitte der Seitenwände herabzieht.

Im Rindenparenchym der unterirdischen Wurzel von *Grammatophyllum* bilden sich häufig grobe, breite, verholzte Netzverdickungen, während in der Luftwurzel dieser Species mehr eine Neigung sich bemerkbar macht, breite, hervorstehende, verholzte Balken<sup>4)</sup> anzulegen, welche von Zelle zu Zelle sich fortsetzen. Auch zeigen sich hier Idioblasten mit dicken, verkorkten Wänden. Sehr zierliche „Arabesken“ finden sich bei *Cymbidium ensifolium*.<sup>5)</sup> Chatin berichtet von Pilzknäueln bei *Cymbidium sinense*.<sup>6)</sup>

#### Maxillariinae.

Aus dieser Gruppe finden sich:

*Camaridium ochroleucum* Lindl.<sup>7)</sup> bei Leitgeb

„	„	„	<sup>8)</sup>	„	„
Maxillaria sp. <sup>9)</sup>				„	Chatin
„	<i>picta</i> Hook. <sup>10)</sup>			„	„
„	<i>rubro-fusca</i> Kl. <sup>11)</sup>			„	„
<i>Trigonidium Egertonianum</i> Batem <sup>12)</sup>				„	„
„	„	„	<sup>13)</sup>	„	„

Daraus seien folgende Angaben hier zusammengestellt:

Die Anzahl der Zellschichten im Velamen schwankt von fünf<sup>14)</sup> bei *Camaridium ochroleucum* bis zu sechs bei *Trigonidium Egertonianum* und sieben bei *M. picta*, welche sämtlich mit Spiralfasern

1) Luftwurzeln S. 195. — 2) a. a. O. — 3) Luftwurzeln S. 199. — 4) a. a. O. S. 146. — 5) Luftwurzeln S. 202. — 6) a. a. O. S. 13. — 7) Zellverdickungen. — 8) Luftwurzeln. — 9) a. a. O. — 10) Luftwurzeln. — 11) Ebenda. — 12) Ebenda. — 13) Zellverdickungen. — 14) Luftwurzeln S. 196.



ausgestattet sind. Bei *Camaridium ochroleucum* stehen die eben erwähnten Spiralfasern<sup>1)</sup> etwas weiter aus einander, während bei *Maxillaria picta* und *Trigonidium Egertonianum* bloss in der äussersten Lage diese Beobachtung zu machen ist. Zumal bei letzterer Species lassen in der äussersten Velamenschicht die Spiralfasern, hauptsächlich gegen die Ecken der Zellen, grosse freie Stellen.<sup>2)</sup> Für *Maxillaria rubro-fusca*<sup>3)</sup> erwähnt Leitgeb das Vorkommen von Papillen.

Die an die Endodermis grenzenden Zellwände des Velamen haben verschiedenerlei Verdickungen erfahren. Die für diese Wände so häufig charakteristischen Fasern sind bei *Camaridium ochroleucum*<sup>4)</sup> sehr eng und schief gestellt; über den kleinen Endodermiszellen zeigen sie unregelmässigen Verlauf und sind hier vielfach verästelt und verschlungen. Bei *Maxillaria picta*<sup>5)</sup> nehmen sie sich als in Linien gereihte und ungemein eng gestellte Punkte aus. Aeusserst fein sind diese Verdickungen bei *Trigonidium Egertonianum*<sup>6)</sup>, welche hier über den grossen Endodermiszellen netzfaserig auftreten, während sie über den dünnwandigen Zellen aus mehreren über einander gelagerten Schichten bestehen. Diese Schichten sind eben über den kleinen Endodermiszellen unmittelbar am mächtigsten und verlaufen allmählich, indem sie in die über den langgestreckten Zellen gelegenen Fasern übergehen.

Die Endodermiszellen von *Camaridium ochroleucum*<sup>7)</sup> zeigen Verdickung an den äusseren Wänden, ebenso an den Seitenwänden, wo sie jedoch etwa in der Mitte unterbrochen wird. Der Rest der Seitenwände nach innen zu, sowie die Innenwände sind dünn. Bei *Trigonidium Egertonianum*<sup>8)</sup> finden sich an den Seitenwänden grosse elliptische Poren.

Bei derselben Form ist das Rindenparenchym<sup>9)</sup> auffallend schmal, und zwar bloss vier Zellreihen tief.

Bei *Maxillaria rubro-fusca*<sup>10)</sup> ist die Schutzscheide sehr schön entwickelt. Dieselbe Form verholzt das centrale Parenchym vollständig bis in die Mitte hinein.

### Oncidiinae-Notylieae.

Bei Leitgeb finden wir *Notylia Barkeri* Lindl.<sup>11)</sup> und *N. fragrans* Wulfschl.<sup>12)</sup> verzeichnet. Das Velamen besteht nur bei *Notylia fragrans*<sup>13)</sup>

1) Luftwurzeln S. 184. — 2) Ebenda S. 189. — 3) Ebenda S. 191. — 4) Ebenda S. 191. — 5) Ebenda S. 192. — 6) Ebenda S. 192. — 7) Ebenda S. 199. — 8) Ebenda S. 199. — 9) Ebenda S. 201. — 10) Ebenda S. 207. — 11) Luftwurzeln. — 12) Ebenda. — 13) Ebenda S. 196.

aus drei, bei *N. Barkeri*<sup>1)</sup> aus vier Schichten und ist durchgehends mit spiralfaserigen Verdickungen versehen. *Notylia fragrans* weicht insofern ab, als hier die dritte Schicht öfters bloss spaltenförmige Poren frei lässt. Bei *Notylia Barkeri*<sup>2)</sup> verlaufen die Leisten der an die Endodermis stossenden Wände ganz gleichmässig über den grossen und kleinen Endodermiszellen. Die Schutzscheide<sup>3)</sup> von *Notylia fragrans* bleibt ganz unverdickt.

### Oncidiinae-Jonopsideae.

*Rodriguezia secunda* H. B. findet sich erwähnt bei Leitgeb<sup>4)</sup> und Chatin<sup>5)</sup>, *R. amoena*<sup>6)</sup> bei Oudemans und *R. rigida* Lindl. bei Leitgeb<sup>7)</sup>.

Nach Leitgeb<sup>8)</sup> haben die Zellen, welche in vier Lagen das Velamen von *Rodriguezia secunda* aufbauen, prosenchymatisch spitze Form. Dieselben sind mit Spiralfasern ausgestattet, welche in der ersten Schicht lockerer liegen<sup>9)</sup>. Nach demselben Autoren ist das Velamen von *Rodriguezia rigida* aus vier Lagen gebildet, deren Zellen mit spiraligen Verdickungen versehen sind.<sup>10)</sup>

In den äusseren Partien des Rindenparenchyms beobachtet man bei *R. secunda* sehr lange prosenchymatische und dickwandige Zellen<sup>11)</sup>. Leitgeb<sup>12)</sup> berichtet über Einwanderung von Pilzhyphen als „eiweissartige gelbliche Masse in wurmartigen Schnüren.“

Zu vorliegender Arbeit wurde *Rodriguezia bahiensis* Rchb. f. untersucht.

Drei bis vier Zelllagen bilden das gut entwickelte Velamen. Die äussere Reihe unterscheidet sich deutlich von den darunter liegenden durch die Grösse ihres Lumens und Gleichförmigkeit ihrer Zellen im Querschnitt; bei Zuziehung des Längsschnittes gewahrt man, dass diese äussersten Zellen cubische Gestalt haben im Gegensatz zu den langgezogenen Elementen, aus welchen der Rest des Velamens sich aufbaut. Diese letzteren Zellen wechseln vielfach in Länge und Breite. Mit ihrer Längsaxe parallel zur Wurzelaxe gelegen, werden sie von den feinsten Spiralleisten umzogen, welche in Längsrichtung sich fortwindend mit dieser einen Winkel von etwa fünfundvierzig Grad bilden. Gewöhnlich stehen diese Spiralen ganz eng bei einander, weichen jedoch nicht selten zu spaltenförmigen Poren aus einander. Auch in Hinsicht auf diese Verdickungen zeigt die äusserste Reihe Ab-

---

1) Luftwurzeln S. 196. — 2) Ebenda S. 191. — 3) Ebenda S. 207. — 4) Ebenda. — 5) a. a. O. — 6) a. a. O. — 7) Luftwurzeln. — 8) Ebenda S. 184. — 9) Ebenda S. 196. — 10) Ebenda S. 196. — 11) Ebenda S. 202. — 12) Ebenda S. 204.



weichungen. Die Spiralleisten — auch hier sehr fein — verlaufen fast senkrecht zur Wurzelaxe. Oefters sind Poren freigelassen.

Die an die Endodermis grenzenden Wände sind mit äusserst feinen parallel laufenden Leisten bedeckt, welche im Winkel von ca.  $45^{\circ}$  mit der Hauptrichtung der Wurzel über den grossen Endodermiszellen ihre Richtung abwechselnd nach rechts und links ändern. Dabei weichen sie sehr häufig zu grossen spaltenförmigen Poren auseinander. Viel deutlicher sind übrigens die Leisten zu sehen über den kleinen Endodermiszellen, über welchen sie ganz gleichmässig und ohne Porenbildung verlaufen.

Die Endodermis zeigt eine allseitige mässige Verdickung; die einzelnen Zellen fallen im Querschnitt durch Regelmässigkeit der Form (Sechsecke) und grosses Lumen auf.

Im Rindenparenchym sind wenige Zellen mit ganz schwacher gleichmässiger Verdickung versehen.

Die nicht starke Verdickung der Schutzscheide findet sich im Querschnitt an Reihen von je fünf bis sechs Zellen, mit welcher wieder je eine bis zwei Auslasszellen abwechseln.

Das im übrigen normale Pericambium ist auffallend kleinzellig.

Die starke Verholzung des achtstrahligen Gefässbündels hat auch das centrale Parenchym bis in die Mitte ergriffen.

#### Oncidiinae Trichopilieae.

Ich habe *Trichopilia suavis* Lindl. untersucht und fand dabei folgende Verhältnisse:

Das gut entwickelte Velamen mit äusserst feinen Verdickungsleisten baut sich aus vier bis fünf Lagen von wenig gestreckten Zellen auf, deren Längsaxe der Wurzelaxe parallel liegt. Die sehr zierlichen ziemlich eng gestellten Leisten laufen dabei spiralig, in Längsrichtung fortschreitend um die Zellen herum. Auch die gegen die Endodermis abgrenzende Wand ist mit den feinsten, ganz eng stehenden Leisten versehen, welche mit der Längsrichtung der Wurzel etwa einen Winkel von etwa  $40^{\circ}$  bilden. Ueber den kleinen Endodermiszellen lösen sich diese Leisten in eine körnchenartige Struktur auf.

Die langen Endodermiszellen zeigen nur geringe Verstärkung mit schwacher Bevorzugung der äussern Wand. Die kurzen Zellen zeichnen sich im Querschnitt gegenüber den ersteren — ausser durch Dünnwandigkeit — durch ein etwas grösseres Lumen aus.

Breite, im Querschnitt rundliche Zellen setzen das ziemlich mächtige Rindenparenchym zusammen, in welchem gegen die Endo-

dermis zu häufig in der Längsstreckung der Wurzel langgezogene Zellen durch kräftige gleichmässige Verdickung hervortreten.<sup>1)</sup> Nicht selten sind an denselben kleine Poren, sowie als Inhalt Raphidenbündel zu beobachten.

Im Querschnitt wechseln in der Schutzscheide vier bis fünf mässig verdickte mit zwei bis drei Auslasszellen ab.

Das Pericambium ist durchaus normal gebaut.

Die acht Xylemstrahlen des kleinen Gefässbündels schliessen acht deutliche grosse, verhältnissmässig grosszellige Phloëmgruppen ein. Das centrale Parenchym ist vollständig verholzt.

### Oncidiinae - Odontoglosseae.

Aus dieser Gruppe liegen zahlreiche Untersuchungen vor, welche in Nachstehendem besprochen werden mögen. Das Verzeichniss der betreffenden Formen wird eine Uebersicht erleichtern.

Wir finden:

Brassia caudata Lindl. <sup>2)</sup>	bei Leitgeb
„ maculata R. Br. <sup>3)</sup>	„ „
„ verrucosa Lindl. <sup>4)</sup>	„ „
„ „ „ <sup>5)</sup>	„ „
Odontoglossum bictoniense Batem. <sup>6)</sup>	„ „
Oncidium carthaginense Swz. Lindl. <sup>7)</sup>	„ Oudemans
„ flexuosum Sems. <sup>8)</sup>	„ Leitgeb
„ intermedium Knowl Westc. <sup>9)</sup>	„ Chatin
„ juncifolium Lindl. <sup>10)</sup>	„ „
„ pulvinatum Lindl. <sup>11)</sup>	„ Leitgeb
„ „ „ <sup>12)</sup>	„ „
„ sanguineum Bot. Reg. <sup>13)</sup>	„ „
„ sphacelatum Lindl. <sup>14)</sup>	„ „
„ „ „ <sup>15)</sup>	„ Janczewski.

Die folgenden, hierher gehörenden Angaben mögen hier Platz finden:

Bei *Oncidium juncifolium* und *O. intermedium* (Chatin) besteht das Velamen nur aus einer Zelllage<sup>16)</sup>. Mit vier Lagen folgt *Brassia caudata*<sup>17)</sup>, darauf *Oncidium sphacelatum* mit fünf<sup>18)</sup> (nach Janczewski

1) Siehe *Coelia Baueriana*. — 2) Luftwurzeln. — 3) Ebenda. — 4) Ebenda. — 5) Zellverdickungen. — 6) Luftwurzeln. — 7) a. a. O. — 8) Luftwurzeln. — 9) a. a. O. — 10) Ebenda. — 11) Luftwurzeln. — 12) Zellverdickungen. — 13) Luftwurzeln. — 14) Ebenda. — 15) a. a. O. — 16) a. a. O. S. 8. — 17) Luftwurzeln S. 196. — 18) Ebenda S. 196.



mit fünf bis sechs<sup>1)</sup>, *Oncidium flexuosum*, *O. sanguineum*, *O. pulvinatum* und *Odontoglossum bictoniense* mit sechs<sup>2)</sup>, *Brassia maculata* mit neun<sup>3)</sup>, endlich *Brassia verrucosa* mit zehn<sup>4)</sup> Zellschichten. Angaben über Verdickungsformen im Velamen sind vielfach verzeichnet.

Nach Chatin finden sich bei *Oncidium juncifolium*<sup>5)</sup> breite Tüpfelungen, bei *O. intermedium* symmetrisch auf entgegengesetzten Wände angebrachte Streifen. Im Uebrigen wiegen Spiralfasern vor. Letztere Bezeichnung ohne Zusatz kommt *Oncidium sphacelatum* und *Oncidium pulvinatum* zu<sup>6)</sup>. Bei *Brassia verrucosa*<sup>7)</sup>, *B. caudata*<sup>8)</sup>, *B. maculata*<sup>9)</sup> und *Oncidium sanguineum*<sup>10)</sup> bilden die Spiralfasern mehr oder minder grosse Maschen, während dieselben bei *Odontoglossum bictoniense*<sup>11)</sup> in bandförmigen Gruppen geordnet sind. Bei *Oncidium flexuosum*<sup>12)</sup> lassen die gedrängten Spiralfasern Spalten frei. Die Velamenzellen von *Oncidium flexuosum* und *O. sphacelatum* sind nach allen Dimensionen gleich stark entwickelt, aber im Querschnitt mehr oder weniger radiär gestreckt<sup>13)</sup>. Speziell bei *Oncidium sphacelatum* liegen die Zellen auf Querschnitten in radiär verlaufenden Reihen über einander<sup>14)</sup>. Die Velamenzellen von *Oncidium sanguineum* greifen mit zugespitzten Enden in einander<sup>15)</sup>. *Oncidium flexuosum* und *O. sphacelatum* entwickeln Haare nur in Berührung mit fremden Körpern<sup>16)</sup>. Die der Endodermis anliegende Wand besitzt bei *Brassia verrucosa* und *Oncidium sphacelatum* ungemein gedrängte Leisten<sup>17)</sup>. Diese bei *Oncidium pulvinatum* ebenfalls vorhandenen Leisten<sup>18)</sup> gehen gleichmässig über grosse und kleine Endodermiszellen hinweg; über den letzteren entwickelt *Oncidium pulvinatum* zwei Lagen von Leisten<sup>19)</sup>.

Nach Janczewski bleiben die grosslumigen Zellen der Endodermis von *Oncidium sphacelatum* wenig verdickt<sup>20)</sup>. Ebenso sind die langen Endodermiszellen von *Brassia maculata* nach Leitgeb fast ganz dünnwandig<sup>21)</sup>. Die kleinen Zellen haben bei *Oncidium sanguineum* und *Odontoglossum bictoniense* viereckige Form und sind bei ersterer Form sehr gross<sup>22)</sup>. Bei *Odontoglossum bictoniense* haben die Seitenwände grosse elliptische Poren aufzuweisen<sup>23)</sup>.

Bei der Besprechung des Rindenparenchyms erwähnt Leitgeb das Vorkommen einer mittleren grosslumigen Zellreihe bei *Odonto-*

1) a. a. O. S. 57. — 2) Luftwurzeln S. 196. — 3) Ebenda S. 197. — 4) Ebenda S. 197. — 5) a. a. O. S. 11. — 6) Luftwurzeln S. 196. — 7) Ebenda S. 197. — 8) Ebenda S. 196. — 9) Ebenda S. 197. — 10) Ebenda S. 196. — 11) Ebenda S. 196. — 12) Ebenda S. 196. — 13) Ebenda S. 183. — 14) Ebenda S. 184. — 15) Ebenda S. 184. — 16) Ebenda S. 190. — 17) Ebenda S. 191. — 18) Ebenda S. 191. u. „Zellverdickungen“ S. 277. — 19) Zellverdickungen S. 283. — 20) a. a. O. S. 57. — 21) Luftwurzeln S. 199. — 22) Ebenda S. 198. — 23) Ebenda S. 199.

glossum bictoniense und *Oncidium flexuosum*<sup>1)</sup>. Bei der letzteren Form, sowie *Oncidium pulvinatum* und *O. sanguineum*, sind im Rindenparenchym sehr zierliche Arabesken zahlreich vertreten<sup>2)</sup>. Bei *Brassia maculata* ist die Porenbildung nur auf die tangentialen Wände beschränkt<sup>3)</sup>.

Dieselbe Species ist im Besitz einer sehr schönen Schutzscheide<sup>4)</sup>. Endlich erfahren wir, dass bei *Oncidium sanguineum* das centrale Parenchym schon in jungen Wurzeln ganz verholzt wird<sup>5)</sup>.

### Huntleyinae.

In vorliegender Arbeit wurde *Warszewiczella discolor* Rehb. f. untersucht. Das Velamen setzt sich aus vier bis fünf Lagen gestreckter Zellen zusammen, deren Hauptaxe parallel der Längsrichtung der Wurzel liegt. Die äusserst feinen Spiralen, welche etwa unter einem Winkel von dreissig bis vierzig Grad zur Wurzelhauptaxe geneigt die Zellen umlaufen, ergeben eine sehr zierliche Zeichnung (Fig. 15). Das Velamen ist im Allgemeinen gut entwickelt, wiewohl verhältnissmässig schmal und aus im Querschnitt kleinlumigen Zellen gebildet. Die an die Endodermis grenzenden Wände sind mit Systemen von feinen parallelen Leisten bedeckt, welche indessen häufig die Richtung wechseln. Eine Anzahl kleiner Poren vermittelt den Verkehr mit den kleinen Endodermiszellen.

Kaum verdickt und im Verhältniss zu ihrer geringen Länge auffallend grosslumig sind die längeren Endodermiszellen, während die kleinen im Tangentialschnitt dreieckige Gestalt zeigen und im Längsschnitt bloss einhalb bis eindrittel des Lumens der längeren Zellen zeigen. Da nun beide Arten von Zellen nach dem Velamen zu auf gleicher Höhe liegen, so greifen die langen Zellen weit über die kleinen heraus in das Rindenparenchym ein (Fig. 15).

Eine Anzahl grosslumiger Zelllagen, von der Endodermis und der Schutzscheide durch mehrere Schichten kleiner Zellen getrennt, bilden das ungewöhnlich breite Rindenparenchym. Von Verdickungserscheinungen bieten sich in den zwei bis drei nach der Schutzscheide zu liegenden Zellschichten häufig schöne Netze dar. In der Schutzscheide wechseln im Querschnitt mit je zwei Auslasszellen etwa sechs stark verdickte Zellen ab, bei denen bloss die äusseren Tangentialwände, also nach dem Rindenparenchym zu, dünnwandig geblieben sind. Ueber das vollkommen normal entwickelte Pericambium ist Bemerkenswerthes nicht zu berichten. Das elfstrahlige, stark ver-

1) Luftwurzeln S. 201. — 2) Ebenda S. 202. — 3) Ebenda S. 202. —

4) Ebenda S. 207. — 5) Ebenda S. 208.



dicke Gefässbündel mit mittelgrossen Phloëmgruppen umgibt ein unverholztes centrales Parenchym.

### Sarcanthinae Aërideae.

Aus dieser umfangreichen Gruppe sind in der bisherigen Litteratur vierundzwanzig Species auf ihre Luftwurzeln untersucht.

Bei der folgenden Zusammenstellung sei mir gestattet, um Wiederholungen der Tabelle zu vermeiden, mit einer Zahl hinter dem Namen die Anzahl der Zelllagen des Velamens anzugeben, soweit dieselben sich verzeichnet finden:

Namen		Zahl der Velamenzelllagen
Acampe papillosa Lindl. <sup>1)</sup>	bei Oudemans	4
Aërides affine Hook. <sup>2)</sup>	„ Leitgeb	3
„ odoratum Lour. <sup>3)</sup>	„ „	3
„ suaveolens „ <sup>4)</sup>	„ „	
„ „ „ <sup>5)</sup>	„ Oudemans	
Angraecum eburneum Bory <sup>6)</sup>	„ Leitgeb	2
„ ornithorrhynchum Lindl.[?] <sup>7)</sup>	„ Palla	
Cottonia peduncularis Reich. <sup>8)</sup>	„ Leitgeb	3
Mystacidium subulatum Hort. <sup>9)</sup>	„ „	3
Phalaenopsis amabilis Bl. <sup>10)</sup>	„ Janczewski	
„ grandiflora Lindl. <sup>11)</sup>	„ Leitgeb	2
Polyrrhiza fasciola Pftz. <sup>12)</sup>	„ Janczewski	
„ sp. <sup>13)</sup>	„ Palla	
Renanthera coccinea Lour. <sup>14)</sup>	„ Oudemans	
„ „ „ <sup>15)</sup>	„ Leitgeb	
„ matutina Lindl. <sup>16)</sup>	„ „	2
„ moschifera Bl. <sup>17)</sup>	„ Oudemans	2
„ „ „ <sup>18)</sup>	„ Leitgeb	2
Rhynchostylis retusa Lindl. <sup>19)</sup>	„ „	3
Sarcanthus rostratus Lindl. <sup>20)</sup>	„ Janczewski	
„ „ „ <sup>21)</sup>	„ Leitgeb	2
„ teretifolius Lindl. <sup>22)</sup>	„ „	2
Sarcochilus Arachnites Hort. <sup>23)</sup>	„ „	2
„ teres Blum <sup>24)</sup>	„ „	1
Vanda furva Lindl. <sup>25)</sup>	„ „	4
„ recurva Hook. <sup>26)</sup>	„ Chatin	1
„ suavis Lindl. <sup>27)</sup>	„ Oudemans	

1) a. a. O. — 2) Luftwurzeln S. 196. — 3) Ebenda S. 196. — 4) Ebenda S. 209. — 5) a. a. O. — 6) Luftwurzeln S. 196. — 7) a. a. O. — 8) Luftwurzeln S. 196. — 9) Ebenda S. 196. — 10) a. a. O. — 11) Luftwurzeln S. 196. — 12) a. a. O. — 13) a. a. O. — 14) a. a. O. — 15) Luftwurzeln S. 190. — 16) Ebenda S. 196. — 17) a. a. O. — 18) Luftwurzeln S. 196. — 19) Ebenda S. 196. — 20) a. a. O. — 21) Luftwurzeln S. 196. — 22) Ebenda S. 196. — 23) Ebenda S. 196. — 24) Ebenda S. 196. — 25) Ebenda S. 196. — 26) a. a. O. — 27) a. a. O.

Die Velamina sind nach den Zahlen ihrer Zelllagen durchweg schwach — am höchsten kommen *Vanda furva* und *Aërides affine* mit vier Schichten<sup>1)</sup>. Vorwiegend scheint auch eine Neigung zur Differenzierung der einzelnen Schichten von einander zu sein; so werden die Verdickungsarten für *Renanthera matutina*, *R. moschifera*, *Phalaenopsis grandiflora*, *Angraecum eburneum* und *Sarcochilus teres* in der ersten Schicht als Spiralfasern, in der zweiten Lage als Netzmaschen beschrieben<sup>2)</sup>. Auch *Sarcanthus rostratus* bildet in der äussern Schicht Spiralfasern, in der inneren grosse Poren aus<sup>3)</sup>. Bei *Vanda furva*, *Aërides odoratum* und *Aërides affine* stehen in der ersten Schicht entfernte Spiralfasern, während die zweite und dritte mit spaltenförmigen Poren ausgestattet sind<sup>4)</sup>. Bei *Mystacidium subulatum* sind sogar alle drei Lagen verschieden:<sup>5)</sup> In der ersten sind die äusseren Wände gar nicht verdickt, jedoch häufig zu Papillen ausgestülpt, während die übrigen Wände mit spaltenförmigen, in Spirallinien gestellten Poren bedeckt sind. Die zweite Schicht besteht aus sehr dickwandigen, ebenfalls mit engen Porenkanälen besetzten Zellen. Die dritte Lage endlich bleibt dünnwandig. Ausserdem sind nur die Zellen der mittleren Schicht langgestreckt, die Zellen der zwei anderen dagegen nach allen Dimensionen gleich stark entwickelt<sup>6)</sup>. Das zweischichtige Velamen von *Sarcanthus teretifolius* bildet durchweg Spiralfasern<sup>7)</sup>. *Sarcochilus teres*<sup>8)</sup> hat rein netzmaschige Verdickung. Dabei finden sich in der äussern Wand entfernte Spiralfasern, an den Seitenwänden grosse elliptische Poren, an den Innenwänden hingegen eine gleichförmige Verdickung, die nur hie und da von kleinen Porenkanälen durchbrochen ist, während die Deckzellen über den kleinen Endodermiszellen sehr lange spaltenförmige Poren zeigen. *Polyrrhiza* sp.<sup>9)</sup> verliert häufig ihr ein- bis mehrschichtiges Velamen. Die an die Endodermis grenzenden Wände sind stark verdickt und geschichtet und sind über den kleinen Endodermiszellen von sechs bis zehn, über den langen dagegen nur selten von Poren durchbrochen. Die äusserste Schicht der Wurzelhülle wächst zu Haaren aus.

Palla berichtet über einen bisher noch nicht beschriebenen Fall bei *Angraecum ornithorrhynchum*<sup>10)</sup>. Die Wurzelhülle bildet hier eigenthümliche Zotten oder mehrzellige, papillenförmige Auswüchse, zwischen denen sie nicht selten bloss einschichtig erscheint. Die äusserste Zell-

1) Luftwurzeln S. 196. — 2) Ebenda S. 196. — 3) Ebenda S. 196. —

4) Ebenda S. 196. — 5) Ebenda S. 196. — 6) Ebenda S. 184. — 7) Ebenda S. 196.

— 8) Ebenda S. 196, 185, 183, 194. — 9) Palla, a. a. O. S. 202 u. f. —

10) Ebenda S. 201.



lage dieser Zotten ist gering verdickt und mit Leisten versehen, während die übrigen Schichten starke Verdickung zeigen. In der an die Endodermis grenzenden Wand finden sich Poren. *Renanthera coccinea* entwickelt Haare<sup>1)</sup>, welche sich nach *Leitgeb* in spiraligen Bändern abrollen. Dieses „Abrollen“ hatte bereits vor *Leitgeb* *Oudemans*<sup>2)</sup> erwähnt.

In der Endodermis von *Renanthera matutina* besitzen nur die äusseren Wände Verdickung,<sup>3)</sup> welche bei *Sarcanthus rostratus* bis etwas über die Mitte der Seitenwände sich erstreckt.<sup>4)</sup> Bei *Angraecum eburneum* zeigen sich im Querschnitt alle Wände verdickt.<sup>5)</sup> In den inneren Wänden befinden sich zahlreiche Porenkanäle, während der ganze mittlere Teil der Seitenwände unverdickt bleibt. Im Radialschnitt erscheint diese Stelle als breites Band.<sup>6)</sup> *Janczewski* macht auf den Unterschied der verdickten Endodermiszellen bei ober- und unterirdischen Wurzeln von *Sarcanthus rostratus* aufmerksam.<sup>7)</sup> Die stärkere Verdickung findet in den Luftwurzeln statt. Dabei sind die verdickten Zellen etwa sechs bis zehnmal so lang als die kleinen und dünnwandigen.

Bei *Polyrrhiza* sp.<sup>8)</sup> sind die Aussenwände der langen Endodermiszellen stark verdickt.

Im Rindenparenchym derselben Form<sup>9)</sup> fällt eine deutliche Streckung der Zellen in radialer Richtung auf, von welcher jedoch die äusserste, ein- bis zweireihige Schicht ausgenommen ist.

Ueber das Vorkommen von Spiralfaserzellen im Rindenparenchym sind mehrere Angaben vorhanden; besonders schöne solche Zellen hat *Oudemans*<sup>10)</sup> bei *Aërides suaveolens* und *Renanthera moschifera*, äusserst feine Spiralen *Leitgeb* bei *Angraecum odoratum*<sup>11)</sup> gefunden. Hierher gehören auch die „breiten spiraligen Bänder“ (*Leitgeb*) bei *Sarcochilus Arachnites*<sup>12)</sup>, während *Vanda furva* und *Renanthera moschifera* nach *Leitgeb*<sup>13)</sup> nur einzelne, aber grosse spaltenförmige Poren aufzuweisen haben.

Die Schutzscheide — bei *Vanda furva*<sup>14)</sup> schwach — ist sehr schön und stark verdickt bei *Aërides*<sup>15)</sup> affine, *Angraecum ornithorhynchum*<sup>16)</sup> und *Sarcochilus Arachnites*.<sup>17)</sup>

---

1) Luftwurzeln S. 190. — 2) a. a. O. S. 22. — 3) Luftwurzeln S. 199. — 4) *Janczewski*, Pl. 4 Fig. 8 u. Luftwurzeln S. 199. — 5) Luftwurzeln S. 199. — 6) Ebenda S. 199. — 7) a. a. O. S. 62. — 8) a. a. O. S. 204. — 9) Ebenda S. 203. — 10) a. a. O. S. 26. — 11) Luftwurzeln S. 202. — 12) Ebenda S. 202. — 13) Ebenda S. 202. — 14) Ebenda S. 207. — 15) Ebenda S. 207. — 16) a. a. O. S. 201. — 17) Luftwurzeln S. 207.

Der Gefässbündelstrang — bei *Angraecum ornithorrhynchum*<sup>1)</sup> polyarch — ist bei *Polyrrhiza* sp.<sup>2)</sup> nur triarch oder tetrach.

Das centrale Parenchym von *Mystacidium subulatum*<sup>3)</sup> ist vollständig verholzt.

Ich habe speciell *Angraecum eburneum* und *Aërides odoratum* genauer untersucht, und füge zu den Leitgeb'schen Angaben folgende Ergänzungen:

Bei *Angraecum eburneum* ergab die Beobachtung des Velamens im Querschnitt scheinbar zwei bis drei, selten bis vier radial übereinanderliegende Zellen, während der radiale Längsschnitt deutlich bloss zwei Zellreihen zeigt. Die äusserste Reihe von Zellen besteht aus grösseren gleichmässigen etwas länglichen Elementen, welche der Haupttrichtung der Wurzel parallel liegen. Während im Querschnitt die äussere Wand und der äusserste Theil der Seitenwände dünnwandig sind, weisen der Rest der Seitenwände und die inneren Wände kräftige Verdickung auf. In diesen Zellen finden sich die von Leitgeb erwähnten übrigens ziemlich schwachen Spiralfasern. Die nach innen zu liegenden Zellen sind viel englumiger, ziemlich lang gestreckt und von unregelmässiger Form. Der Hauptsache nach in der Längenerstreckung der Wurzel gelegen, greifen sie häufig, meist mit schiefen Wänden, spitz in einander ein, woraus es sich erklärt, dass im Querschnitt leicht mehrere in Längsrichtung hinter einander liegende Zellen angeschnitten werden und so das obenbeschriebene Bild entsteht. In diesen Zellen sind alle Wände kräftig verdickt; da indessen die bei Leitgeb erwähnten grossen Netzmaschen bloss auf den radialen Längswänden, nicht aber auf den tangentialen Wänden zu finden sind, so zeigen sich auch im Querschnitt bloss in den angeschnittenen mehr oder minder radialen Wänden Poren. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung lehrt uns, dass die ersten Verdickungen in den tangentialen inneren Wänden der äussersten Schicht angelegt werden. Auf diese folgen die tangentialen Wände der inneren Schicht und dann erst unter Porenbildung die radialen Wände. Die an die Endodermis stossenden Wände lassen feine Poren frei. Das Velamen von *Aërides odoratum* ist auffallend ungleich entwickelt; es finden sich alle Uebergänge von verstreuten Poren über netzförmige Verdickung zu feinen Spiralfasern, welche letztere vorwiegend, aber nicht ausschliesslich auf die äusserste Zelllage beschränkt sind. Eine

---

1) a. a. O. S. 201.

2) Ebenda S. 203.

3) Luftwurzeln S. 208.



Neigung, die Tangentialwände besonders zu kräftigen, ist nicht zu verkennen. Die der Endodermis anliegende Wand zeigt keine besondere Differenzierung.

Die Endodermis verdickt bloss die Aussen- und Innenwände ihrer langen Zellen mässig, die Seitenwände bleiben dünn. Im Tangentialschnitt fallen die schmalen und in die Länge gestreckten kleinen Endodermiszellen, sowie eine zierliche Wellung aller Zellwände auf.

Das Rindenparenchym ist in beiden Fällen sehr mächtig. Bei *Angraecum eburneum* ohne Verdickung, ist dasselbe bei *Aërides odoratum* — wie schon Leitgeb erwähnt — zum grössten Teil aus Zellen mit äusserst leicht abrollbaren Spiralfasern aufgebaut.

Beide Formen verfügen über eine allseitig stark verdickte Schutzscheide, in welcher im Querschnitt bei *Angraecum eburneum* zwischen je sechs bis sieben verdickte je eine bis zwei Auslasszellen und bei *Aërides odoratum* zwischen je acht verdickte je zwei bis drei Auslasszellen eingelassen sind.

Das Pericambium verhält sich durchaus normal.

Die Zahl der Xylemstrahlen im Gefässbündel von *Angraecum eburneum* beträgt zehn, in demjenigen von *Aërides odoratum* elf. Die letztere Form umgibt ihre Phloëmgruppen mit besonders stark verholzten Zellen. In beiden Fällen ist das centrale Parenchym mässig verdickt.

### Ueberblick.

Im Anschluss an die vorstehenden Einzelbesprechungen sei mir in Folgendem verstattet, eine kurze Uebersicht über die hierhergehörigen Ergebnisse der bisherigen anatomischen Untersuchungen über Orchideenwurzeln zu geben. Dabei sollen die einzelnen Gewebe in der auch bisher beobachteten Reihenfolge zusammenfassend besprochen sowie einzelne besonders interessante Erscheinungen genauer beleuchtet werden.

### Velamen.

Die Zahlen von Zelllagen, welche das Velamen aufbauen, sind bei verschiedenen Formen ausserordentlich schwankend. Während wir bei *Pleione praecox*, *Liparis* sp. (Chatin), *Microstylis Scottii* J. D. Hook., *Stichorchis parviflora*, *Eria laniceps* (Janczewski) und wenigen anderen nur eine Velamenlage finden, so wächst die Zahl derselben bei *Coelogyne testacea* und *Laelia autumnalis* auf acht bis zehn, bei *Epidendrum ionosmum* auf neun bis zehn, nach Percy Groom bei

*Grammatophyllum speciosum* auf elf und nach Leitgeb bei *Cyrtopodium* sp. sogar auf achtzehn. In derselben Gruppe ist der Durchschnitt im Grossen und Ganzen massgebend: so liegen die Zahlen der Velamenzellschichten bei den *Pleurothallidinae* zwischen zwei und drei; bei den *Laeliinae-Ponereae* betragen sie etwa fünf, bei den *Cattleyeae* schwanken sie zwischen zwei bis drei und neun bis zehn, bei den *Sarcanthinae-Aërideae* zwischen eins und vier. Im Allgemeinen scheinen Zahlen über zehn selten zu sein; *Cyrtopodium* sp. mit achtzehn und *Grammatophyllum* mit elf sind die einzigen Ausnahmen unter den rund einhundredsiebzig in vorliegender Arbeit vorkommenden Formen.

Meistens sind die Zellen der einzelnen Schichten einander gleichwerthig, zumal bei Wurzelhüllen mit mehr als drei Zelllagen, doch erfahren auch bei diesen in sehr vielen Fällen die äusserste und innerste Schicht eine besondere Ausbildung, die erstere z. B. durch Entwicklung von Haaren und die letztere durch besonderen Bau der an die Endodermis grenzenden Wände. Beide Zelllagen sollen weiter unten genauer besprochen werden. In den häufigsten Fällen ist die Mehrzahl der Velamenzellen mehr oder weniger langgestreckt walzenförmig. Zumeist liegen ihre Längsachsen parallel der Wurzelhauptrichtung. Die nach oben und unten trennenden Querwände liegen häufig horizontal, oft aber auch greifen die Zellen mit schiefgestellten Querwänden in einander ein.

Von dieser Form nun weichen eine Reihe von Velamina zum Theil erheblich ab. Zunächst ist es wie oben erwähnt, die äusserste Zelllage, welche durch Ausstülpung zu Papillen und Haaren sich von den Nachbarschichten unterscheidet. Solche Haare sind in sehr vielen Fällen zu finden. Kurze gedrungene Haare beobachtet man bei *Eria ornata*, besonders lange und schöne bei *Sobralia macrantha* und *S. Liliastrum*; *Chysis bractescens* und *Phajus grandifolius* verzweigen ihre Haare in charakteristischer Weise. Sehr oft ist die äusserste Reihe auch in der Form der Zellen eigenartig entwickelt. So sind diese bei den *Dendrobiinae* cubisch und meistens kleiner als die übrigen Velamenzellen. Bei *Arpophyllum* sind die äusserste und die innerste Zellschicht kleinzelliger als die dazwischenliegenden.

Nicht ganz selten sind die Velamenzellen gegenüber der obigen Regel mit ihrer Längsaxe — statt parallel — senkrecht zur Wurzelaxe gestellt, doch sind in solchen Fällen Verschiedenheiten in den einzelnen Lagen die Regel. Als bestes Beispiel mögen die drei im ersten Theil dieser Arbeit beschriebenen Dendrobien dienen, welche theilweise



die Uebergänge zeigen zwischen der ebenerwähnten parallelen zur senkrechten Stellung der Velamenzellen zur Wurzelhauptaxe.

Mit ganz seltenen Ausnahmen besitzen alle Velamenzellen irgend welche Art von Verdickung mit Poren, Netzen oder Spiralen. Ohne die geringste derartige Differenzirung fand ich nur *Eria ornata*, mit sehr schwachen Andeutungen *Microstylis Scottii* und *Stichorchis longipes*. Bei weitem die häufigste Verdickungsart ist die einfache Spirale, welche mehr oder weniger steil die Zelle in deren Längsrichtung fortschreitend umläuft. Auch hier sind natürlich die verschiedensten Bildungen möglich von den höchst zierlichen und feinen dichtgedrängten Spiralleisten bei *Rodriguezia bahiensis* zu den derben Bändern in breiten Abständen bei *Paphiopedilum barbatum* oder gar den länglichen Poren von *Phajus grandifolius*. Je nach der Verzweigung und der Lage dieser Spiralleisten zur Hauptaxe entstehen äusserst verschiedenartige Bilder. Während etwa *Paphiopedilum insigne* oder *Coelogyne flaccida* mit unverzweigten, etwa unter fünfundvierzig Grad zur Längsrichtung der Zelle (und der Wurzel) stehenden Spiralen die Mehrzahl vertreten würden, bilden einerseits *Thunia Marshalliana* und *Stichorchis parviflora* mit mehr oder minder verästelten auf der Längsaxe fast senkrecht stehenden Leisten, andererseits etwa *Coelogyne Parishii* mit den eigenthümlichen, schmalen, ringartigen Bändern, welche in breiten Abständen der Hauptaxe parallel und selten verzweigt die Zelle umlaufen, die Extreme. Nicht selten finden sich die feinsten Spiralleisten in der äussersten Zellschicht, z. B. bei *Physo-siphon Loddigesii*, dessen grosszellige zweite Schicht mit netzförmig gestellten Poren versehen ist.

Besonders den *Pleurothallidinae* eigenthümlich ist die ausgesprochene Neigung, speziell die Tangentialwände und von diesen ausgehend kleine Stücke der radialen Verticalwände in einem sonst im Velamen kaum vorkommenden Grade zu verdicken. Die dabei freigelassenen grösseren und kleineren Poren, die Gegensätze zwischen den primären, ganz dünnwandigen Partien und der bizarren Form der starken Verdickung geben ein eigenartiges und durchaus charakteristisches Bild. Als besonders günstige Vertreter der Gruppe seien *Cryptophoranthus Dayanus*, *Pleurothallis nemorosa* und *Restrepia Falkenbergii* genannt. Bei allen Formen, welche die soeben erwähnte Verdickungsart aufweisen, bleibt die äusserste Tangentialwand dünn und ist in der Mehrzahl der Fälle zerstört.

Anknüpfend an die Sonderausbildung der äussersten Zelllage muss einer seltenen Erscheinung gedacht werden. Bei *Platyclinis*

filiformis (Fig. 1) zeigen die inneren Velamenschichten wohl geringe Verdickung in Form von wenigen längs verlaufenden geraden Leisten (Typus *Coelogyne Parishii*), aber keine Spiralen, welche jedoch schön und kräftig entwickelt in den kurzen Haarausstülpungen der äussersten Schicht sich finden und hier in gleichen, mässig weiten Abständen von einander das Haar von der Basis zur Spitze umwinden. Diese Ausbildung von deutlichen Spiralen im Haar bei *Platyclinis filiformis* ist der einzige mir bekannt gewordene Fall der Art; zweifellos nahe verwandt damit ist das spiralige Abrollen längerer Haare unter dem Messer, das in sehr vielen Fällen vorkommt und schon Oudemans und Leitgeb bekannt war.

In weitaus den meisten Fällen hat die an die Endodermis grenzende, der innersten Velamenschicht angehörende Wand eine von den übrigen abweichende Ausbildung erfahren, welche in der Entwicklung eigenthümlicher Leisten besteht. Ueber den kleinen Endodermiszellen ändert sich dabei fast regelmässig die Richtung und der einfache Bau derselben. Man kann im Allgemeinen annehmen, dass die Menge, Stärke und auch die Form der Leisten ungefähr dem Grade der Verdickungserscheinungen in den übrigen Partien des Velamens entspricht. So ist auch bei den *Liparidinae* mit ihrem ganz schwachen und fast unverdickten Velamen hier nirgends die geringste Leistenbildung wahrzunehmen. Immerhin sind eine Reihe von Fällen bekannt, in welchen bei reicher Spiral- oder Netzverdickung im Velamen diese Wand gerade ohne jede Differenzirung und ganz glatt sich darstellt. Ich führe als Beispiele an: *Pleione praecox*, *Phajus grandifolius*, *Aërides odoratum* und die vier zu vorliegender Arbeit untersuchten *Dendrobiinae*.

Gewöhnlich laufen diese Leisten ziemlich eng parallel nebeneinander, ungefähr horizontal, manchmal auch in etwas schräg ansteigenden Schraubenlinien um die Wurzel herum. Abgesehen von den oben erwähnten Abänderungen über den kleinen Endodermiszellen nimmt man oft wahr, dass die Leisten correspondirend den darunter liegenden langen Endodermiszellen Systeme paralleler Linien bilden, welche — immer unter demselben Winkel mit der Wurzelhaupttrichtung — entsprechend eben den langen Endodermiszellen abwechselnd nach rechts und nach links ansteigen und dem Tangential-schnitte so das Aussehen vieler parallel ungefähr horizontal verlaufender Zickzacklinien geben. Als Beispiele seien *Pholidota imbricata* und *Dendrobium nobile* angeführt. *Angraecum eburneum* vertritt den seltenen Fall, dass die Leisten, welche hier weiter aus einander stehen, auch



häufig verzweigt und überhaupt ziemlich unregelmässig sind, vertical verlaufen. Nicht eben häufig hat eine stärkere breitere Verdickung mit wenigen schiefgestellten Poren die feinere Leistenbildung unterdrückt. Diese Erscheinung tritt z. B. bei *Rodriguezia venusta* (Fig. 14) auf, wo feine Leisten nur über den kleinen Endodermiszellen zu finden sind.

Besonders auffallend sind die ganz eigenartig verästelten und zu den zierlichsten Figuren verschlungenen kräftigen Leisten bei *Sobralia macrantha* (Fig. 13 b, 13 d), *S. Liliastrum* und *S. decorä*, welche Leitgeb bereits für den angegebenen Formen, sowie für *Sarcopodium Lobbii*, *Cirrhopetalum Wallichii* und *Trigonidium Egertonianum* als ungemein feine netzfaserige Verdickung beschrieben hat. Von irgend welchen Systemen aus parallelen Leisten ist hier nicht mehr die Rede. Diese ornamentartigen Zeichnungen sind äusserst charakteristisch.

In der interessanten Gruppe der *Pleurathallidinae* mit ihren seltsamen Wandverdickungen besitzen solche Formen, welche mehr netzige Verdickung aller Wände zeigen, also *Physosiphon Loddigesii*, *Pleurothallis velaticaulis* und *Masdevallia amabilis*, auch feine Leisten in der an die Endodermis grenzenden Wand. *Scaphosepalum verrucosum* mit der ausgesprochenen knorrigen Verdickung der Tangentialwände verfügt über kräftige Leisten auf der an die Endodermis stossenden Wand. Dieselben weichen z. B. in auffälliger Weise über den kleinen Endodermiszellen aus einander und umlaufen dieselben im Kreise, zum Theil verzweigen sie sich und gehen auch über die genannten Zellen hinweg. Die seltsamste Form einer besonderen Ausbildung der besprochenen Wände liegt uns bei *Cryptophoranthus Dayanus* (Fig. 4) vor. Hier und da verstreut stehen nämlich über den Kanten der langen Endodermiszellen kleine, knorrige Körper von unregelmässigem Umriss und in der Form den Verdickungen der Tangentialwände im Velamen entsprechend. Alle übrigen *Pleurothallidinae*, welche mit Ausnahme von *Octomeria graminifolia* sämmtlich diese äusserst charakteristische Verstärkung der Tangentialwände ohne Differenzirung der andern Wände vornehmen, haben eine glatte Grenz- wand gegen die Endodermis.

Eng mit der Ausbildung der ganzen Wand verbunden und doch wieder selbständig sind die Partien über den kleinen Endodermiszellen entwickelt, auf welchen so häufig die im ersten speciellen Theil vorliegender Arbeit erwähnten Stab- oder Faserkörper vorkommen. Fast allgemein kann gesagt werden, dass gerade diese Partien sich

in irgend welcher Weise abweichend von den benachbarten Theilen der Zellwände verhalten. Bald sind es die Leisten der ganzen Wand, welche hier aus einander weichen (*Scaphosepalum verrucosum*) oder aus ihrer allgemeinen Richtung heraus sich strahlig gegen den Mittelpunkt der Deckwand über der kleinen Endodermiszelle richten, bald sind die genannten Grenzwände glatt und bloss an besagter Stelle erhebt sich irgend ein Stabkörper (*Restrepia Falkenbergii*) oder es baut sich ein solcher auf den über die kleinen Endodermiszellen hinlaufenden Leisten auf. Der letztere Fall ist bei weitem der häufigste.

Die einfachste Form eines Stabkörpers findet sich als kräftige Platte ohne Differenzirung bei *Octomeria graminifolia*. Denkt man sich diese von unregelmässigen tiefen Kanälen durchzogen und ihre Oberfläche ungleichmässig mit Höckern und Erhebungen versehen, so erhält man die bei *Restrepia Falkenbergii* (Fig. 7) und *Cryptophoranthus Dayanus* (Fig. 4 a, 4 b) vertretene Form. Dieselbe oder auch nur ähnlich gebildete solche Stabkörper habe ich ausser bei den *Pleurothallidinae* nirgends gefunden.

Bei weitem häufiger sind Gestaltungen dieser Partie, ähnlich den von Leitgeb beschriebenen „kugelförmigen Verdickungen“ bei *Sobralia*. Dieselben bestehen nicht in derben, ziemlich gleichmässigen Verdickungen gewisser dazu bestimmter Wandtheile, sondern hauptsächlich in der Bildung meist ziemlich feiner Leisten, auf welchen sich dann senkrecht äusserst dünne Stäbchen erheben. In der einfachsten Form bleiben diese Stäbchen ganz niedrig und geben alsdann den Leisten in der Aufsicht das Aussehen einer regelmässigen Punktirung (*Coelogyne fimbriata*, *Epidendrum tigrinum*), bei weiterer Ausbildung werden diese Pünktchen höher und erscheinen körnig stäbchenförmig (*Polystachya pubescens*, *Chysis bractescens*); endlich verweben sie sich als Stäbe bei den höchst entwickelten Körpern in einiger Entfernung von ihren Mutterleisten zu einer filzartigen Decke, welche den ganzen Körper umhüllt; so die meisten *Coelogyne* nach dem Typus *C. cristata*, z. B. *Platyclinis filiformis*, *Pl. glumacea*, *Coelogyne flaccida*, *C. fuliginosa*, dann *Arpophyllum*, *Coelia Baueriana*. Wieder bei anderen wird ein Theil dieser Stäbe sehr lang; dieselben vereinigen sich zu Balken und verschmelzen mit der gegenüber liegenden Wand, während die unteren Theile von faserigen Leisten — den Fortsätzen der Leisten, welche die ganze an die Endodermis grenzende Wand überziehen — durchwoben werden, z. B. *Paphiopedilum barbatum*. Noch andere bauen sich ihre Stabkörper bloss aus mehreren verfilzten Lagen von Leisten auf, welche ebenfalls von den benachbarten Wandregionen



herüberkommen (*Epidendrum ciliare*). Ganz besonders schön sind diese Stabkörper bei *Sobralia Liliastrum*, *S. macrantha*, *Epidendrum radiatum* und *Pholidota floribunda*, welche etwas genauer zu betrachten mir an dieser Stelle gestattet sei.

Bei *Sobralia macrantha* (Fig. 13, 13 a) liegen die kleinen Endodermiszellen etwas tiefer als die langen. In diesen Vertiefungen im Velamen sitzen nun mehrere bräunlich-dunkle, kugelhähnliche Körper, von denen jeder einer anderen Zelle angehört, wie Leitgeb schon berichtet. Er nennt diese Velamenzellen Deckzellen. Entgegen der bei Fellerer<sup>1)</sup> ausgesprochenen Angabe fand ich Rothfärbung mit Phoroglucin und Salzsäure nicht nur in diesen Kugeln und dem Netzwerk der Nachbarwände, sondern im ganzen verdickten Velamen — jedoch gibt ja nicht bloss Holz, sondern häufig genug auch Kork dieselbe Reaction. Auf gewisse Farbenunterschiede komme ich später bei der Besprechung der Stabkörper von *Pholidota floribunda* zurück. Nach vierundzwanzigstündigem Liegen in Eau de Javelle sind die Kugeln bloss noch angedeutet; nach Auswaschen mit Wasser gab Jodchlorcalcium Cellulosereaction mit violetter Farbe, die Kugeln waren wieder zu sehen, aber verquollen und ohne Struktur. Behandlung mit Thymol und concentrirter Schwefelsäure gibt keine Färbung. Entsprechend den schon erwähnten kräftigen, vielfach verschlungenen, netzigen Leisten über den langen Endodermiszellen ist auch die Anlage der Stabkörper hier vielfach verschlungen und verästelt, ein Bild, das zumal in einem etwas tief geführten Tangentialschnitt (Fig. 13 b) klar hervortritt. Auf dieser Grundlage erheben sich dünne Stäbe oder Fasern erst senkrecht; verhältnissmässig bald indessen beginnen dieselben sich in einander zu verweben und parallel mit der Zellwand, aus welcher sie entstanden, eine Reihe von Lagen verschlungener und verfilzter Fäden über einander zu bilden, welche an sehr dünnen Querschnitten (4—10  $\mu$ ), bei starker Vergrösserung (Fig. 13, 13 a) oft in grosser Gleichmässigkeit zu verfolgen sind. An etwas schief getroffenen Schnitten (Fig. 13 c) beobachtet man hier und da auch das Uebergehen der netzartigen Leisten der Grenzwand gegen die Endodermis in die normalen Spiralleisten und Balken an den übrigen Wänden der zugehörigen Velamenzellen. Die Leisten teilen sich dabei allmählich in zwei, deren eine in der alten Richtung weit verläuft, während die andere sich im Bogen erhebt und mit den abgezweigten Balken anderer Leisten vereint der gegenüberliegenden Wand zustrebt. Häufig ist dieser Vorgang in der Nähe der Stabkörper zu finden, bei

1) Fellerer, Beitr. z. Anat. u. System. der Begoniaceae. 1892.

manchen Formen, bei *Sobralia* nicht oft, ist derselbe mit der Bildung der Stabkörper vereint (*Paphiopedilum barbatum*).

Bei *Epidendrum radiatum* besteht der fertige Stabkörper nicht, wie bei *Sobralia*, aus mehreren kugelförmigen Theilen, sondern er wird aus Büscheln von vielen aus den (etwa Grundleisten zu nennenden) Verdickungen der Grenzwand aufsteigenden feinen Balken oder Fasern gebildet, welche bald vereint der gegenüberliegenden Zellwand sich zuwenden und dabei allmählich in die gewöhnlichen Verdickungsleisten des Velamen übergehen. Von den benachbarten Grundleisten gehen manche über die kleinen Endodermiszellen hinweg, verästeln und verweben sich mit den eben beschriebenen aufsteigenden Fasern. Bei entwicklungsgeschichtlicher Untersuchung an sehr dünnen längs-radialen medianen Mikrotomschnitten zeigen sich nicht weit hinter dem Anfange einer Differenzirung der Endodermis in lange und kurze Zellen als erste Andeutung der Stabkörper einzelne kurze, leicht gekrümmte Höcker, deren Zahl sich bald vermehrt. Dieselben werden verhältnissmässig schnell höher und bringen in kurzer Zeit den Stabkörper zur Vollendung. Nach achttägiger Einwirkung von chlorsaurem Kalium mit Salzsäure gelang die Cellulosereaction mit Jodehlorcalcium nur schlecht; gute Violettfärbung mit demselben Reagens bewirkte dagegen ein achttägiges Liegen in Kalilauge (nach Zusatz von Wasser tritt reine Blaufärbung ein). Schon nach vierundzwanzig Stunden zeigt sich Cellulosereaction bei Behandlung mit Eau de Javelle, welches die Gewebe stark, dagegen die Stabkörper wenig angreift.

Ganz ähnlichen Bau besitzen diese Körper bei *Pholidota floribunda*, bei welcher sich die einzelnen Stadien an guten Schnitten besonders schön studiren lassen.

Entsprechende Reactionen zeigen auch hier, dass eine Verkorkung auffallend früh eintritt. Langes Kochen mit Wasser ergab keine Aenderung, Kochen mit Kali bewirkte leichte Quellung. Nach Kochen mit Salpetersäure trat schwache Gelbfärbung, sowie eine gewisse Lockerung der äussern Partien ein. Eine vierundzwanzigstündige Behandlung mit chlorsaurem Kalium und Salzsäure ergab ebensowenig Veränderung wie eine gleichlange Behandlung mit chlorsaurem Kalium und Salpetersäure. Färbt man geeignete Schnitte mit Fettviolett (in Xylol gelöst), so wird der Farbstoff vom grössten Theil des Stabkörpers lebhaft aufgenommen; dabei ist eine deutliche Scheidung von der kaum tingirten Zellmembran und der darunter liegenden Endodermis zu beobachten. Auch die Behandlung mit Phloroglucin mit Salzsäure zeigt solche Unterschiede; während nämlich z. B. die Endodermis das



bekannte schöne Roth zeigen, wird der Stabkörper fuchsig-ziegelroth gefärbt. Erst nach längerer Einwirkung von Kalilauge erhält der Stabkörper gleichzeitig mit der Endodermis die normale Färbung in leuchtendem Roth. Die Gelbfärbung mit schwefelsaurem Anilin ist von der natürlichen Farbe zu wenig zu unterscheiden.

Bei mehreren Species, insbesondere *Coelogyne cristata* wurden eine Reihe erfolgloser Lösungsversuche in verschiedenen kochenden Flüssigkeiten gemacht. So war ohne äussern Einfluss längeres Kochen in Wasser, Alkohol, Aether, Ammoniak, verdünnte (und concentrirte) Kalilauge, Essigsäure, Salzsäure und Schwefelsäure.

Alles in allem ergibt sich aus all diesen Versuchen eine ausserordentlich hohe Widerstandsfähigkeit der Stabkörper. Alle lassen sich indessen durch geeignete Reagentien vom verholzten resp. verkorkten Zustand zur Cellulose zurückführen. Ihrer chemischen Zusammensetzung nach scheinen sie den Grundleisten der über den langen Endodermiszellen liegenden Wände jedenfalls näher zu stehen als den übrigen im Velamen vertretenen Verdickungsarten. Das öftere gänzliche Fehlen dieser seltsamen Körper, die Verschiedenheit ihres Baues, die Häufigkeit derselben gerade bei gut entwickelten Wurzelhüllen, die Wahrscheinlichkeit ihrer Verkorkung, also der Unbenetzbarkeit, erschweren jedenfalls ihre physiologische Deutung.

### Endodermis.

In dem von der Endodermis um die Wurzel gebildeten Cylinder folgen mit grosser Regelmässigkeit in Längsrichtung immer eine lange und eine kurze Zelle aufeinander. Doch sind die „langen Zellen“ nicht gleich lang, so dass die kleinen Zellen seitlich nicht auf derselben Höhe liegen, sondern unregelmässig auf dem Tangentialschnitt zerstreut sind. In einem einzigen Fall — bei *Epidendrum ciliare* — fanden sich in Längsrichtung zwei deutlich getrennte verdickte grosse Zellen in Längsrichtung neben einander, von welchen die eine ungefähr normale Länge besass, die andere aber wenig grösser als die danebenliegende kleine Zelle war. Zwei kleine Zellen in Längsrichtung neben einander scheinen nirgends vorzukommen.

Die Form der langen Zellen ist zumeist vier- bis sechseckig im Querschnitt. Im Tangentialschnitt grenzen sie seitlich mit langen geraden Wänden an einander, nach oben und unten dagegen greifen sie oft spitz in einander ein und nehmen dabei die kleinen Zellen zwischen sich, wodurch allein schon die Form ihrer horizontalen Wände verändert wird. Durch einen besonders ausgeprägten Fall

des Eingreifens in einander mit langen spitzen Fortsätzen unterstützt durch eine starke Verwölbung der Verdickung in der Mitte der Horizontalwände der langen Zellen in die kleinen hinein, entsteht die Figur, welche im speciellen Theil vorliegender Arbeit für *Epidendrum equitans* einer genaueren Betrachtung unterzogen worden ist.

Die kleinen Endodermiszellen sind zumeist im Querschnitt vier- bis sechseckig bis oval; im Tangentialschnitt meist rundlich. Auffallend schmal und länglich erscheinen dieselben im Tangentialschnitt von *Aërides odoratum*. In den meisten Fällen ist das Lumen der grossen wie der kleinen Zellen im Querschnitt ziemlich gleich. Im Gegensatz dazu erscheinen die kleinen Zellen auffallend gross bei *Oncidium sanguineum*, besonders klein dagegen bei *Warszewiczella discolor*.

Durch ihr grosses Lumen thun sich die langen Zellen von *Chysis bractescens*, *Phajus grandifolius*, *Epidendrum ambiguum* und *Warszewiczella discolor* (Fig. 15) hervor. In eigenthümlicher Weise wölben sich die kleinen Endodermiszellen spitz in das Velamen hinein bei *Arpophyllum* (Fig. 8), *Barkeria melanocaulon* und *Epidendrum tigrinum*.

In weitaus den meisten Fällen sind die langen Endodermiszellen verdickt, während die kleinen Zellen dünnwandig bleiben. Ausnahmsweise sind die langen Zellen ebenfalls unverdickt (*Microstylis Scottii*, *Eria ornata* und *Thunia Marshalliana*), während in seltenen Fällen einer starken Verdickung der langen Zellen folgend auch die kleinen Zellen verstärkt werden (*Octomeria graminifolia*, *Cattleya guttata*, *Epidendrum ciliare* und *Leptotes bicolor* u. a.). Nicht unerwähnt darf gelassen werden, dass *Chysis bractescens* seine langen Zellen nur da verdickt, wo das Velamen zerstört ist.

Vier Arten von Verdickung der langen Zelle sind dabei auseinander zu halten. Bei weitem die häufigste bevorzugt die äussere Tangentialwand gegenüber den anderen. Bei geringer Verstärkung bleibt dieselbe auf diese Wand beschränkt, greift bei höheren Graden von Verdickung erst nach innen abnehmend auf die radialen Verticalwände und endlich auch auf die inneren Tangentialwände über. Von rund sechzig vorliegenden Formen, welche eine Differenzirung der Endodermis überhaupt zeigen, weisen etwa vierzig, also zwei Drittel, diese Verdickungsart auf. Als Beispiele für besonders starke Verdickung seien *Pholidoda floribunda*, *Laelia autumnalis* (beide mit dünner innerer Tangentialwand) und *Cattleya guttata* (alle Wände verdickt) genannt. Etwa über zehn Formen verdicken alle Wände gleichmässig (*Dendrobium chrysanthum*).



Bei *Epidendrum equitans* und *Epidendrum auritum* sind nur die inneren Tangentialwände und von diesen ausgehend Stücke der radialen Verticalwände verdickt. Aus dieser und der erstbeschriebenen Form endlich setzt sich die vierte Art der Verstärkung zusammen (*Octomeria graminifolia*, *Angraecum eburneum*, *Aërides odoratum*). Alle Wände nehmen an der Verdickung theil, indessen ist etwa in der Mitte der verticalen Radialwände ein Stück dünn geblieben, welches im radialen Längsschnitt als mehr oder minder breites Band sich verfolgen lässt.

### Rindenparenchym.

Während einerseits das Rindenparenchym vorwiegend bei Erdwurzeln, dann auch bei den Luftwurzeln von *Warszewiczella discolor*, *Aërides odoratum*, *Angraecum eburneum* und *Phajus grandifolius* auffallend mächtig entwickelt ist, besteht dasselbe z. B. bei *Trigonidium Egertonianum* (nach Leitgeb) bloss aus vier Zelllagen. Zwischen beiden Extremen sind alle Uebergänge zu finden. Eine fast allgemein gültige Regel ist die, dass die mittleren Zellreihen aus grösseren Zellen sich zusammensetzen als die nach der Endodermis und der Schutzscheide zu liegenden. Besonders auffallend sind diese Grössenunterschiede bei *Cryptophoranthus Dayanus* und *Restrepia Falkenbergii*.

Im Allgemeinen ist das Rindenparenchym ausserordentlich reich an Verdickungen aller Art. Verhältnissmässig arm an solchen sind die *Pleurothallidinae* mit gleichmässigen Wandverdickungen mit Poren. Die *Coelogykinae* beschränken ihre reiche Netzbildung zumeist auf die an die Endodermis und Schutzscheide angrenzenden Theile des Rindenparenchyms, während die *Cattleyeae* ihre charakteristischen Cylinder aus continuirlichen Verdickungsringen meist in den mittleren Partien dieses Gewebes entwickeln.

Ausserordentlich häufig findet man in den Schleimklumpen des Rindenparenchyms ganze Ballen von Pilzhypen, welche ausnahmslos durch die kleinen Endodermiszellen einwandern. Die Dicke des Velamens hat dabei auf die Einwanderung keinen Einfluss (*Cattleya Harrisonii*, *Laelia anceps*, *Coelogyne testacea* und viele andere). Zu erwähnen ist dabei, dass die Schleimklumpen, und demgemäss auch die Pilzknäuel, nie gleichmässig über den ganzen Querschnitt vertheilt vorkommen, sondern immer nur gewisse Regionen bevorzugen.

### Schutzscheide.

Die Schutzscheide bildet im Pericambium und Gefässbündel einen Cylinder, welcher immer aus einer Lage besteht. Die einzelnen

Zellen sind alle langgestreckt, indessen nicht gleichwertig. In den meisten Fällen sind mehrere vor dem Xylem liegende Zellen unverdickt (sog. Auslasszellen), während die übrigen Elemente der Schutzscheide fast immer verdickt sind. Dass auch die Auslasszellen hier und da Verstärkung aufweisen, kommt z. B. bei *Pleurothallis nemorosa* und *Scaphosepalum* vor. Der Grad der normalen Verdickung bei den eigentlichen Schutzzellen ist bei verschiedenen Formen schwankend. Meist gering verstärkt bei den Liparidinae erreicht die Schutzscheide bei *Cryptophoranthus Dayanus*, *Restrepia Falkenbergii* und *Scaphosepalum* und andern Pleurothallidinae ein hohes Maass von Verdickung, welche in manchen Fällen fast bis zum Verschwinden des Lumens führt. Im Allgemeinen überwiegt im Querschnitt die Zahl der eigentlichen Schutzzellen diejenige der Auslasszellen, von welchen durchschnittlich eine bis drei auf vier bis fünf Schutzzellen kommen. Als Ausnahmen seien *Cypripedium spectabile* mit vier verdickten gegen sieben Auslasszellen und *Masdevallia amabilis* mit ein bis zwei verdickten gegen vier bis sechs Auslasszellen angeführt.

Bei etwa zwei Drittel der untersuchten, mit nennenswerther Verdickung versehenen Species, so bei allen Pleurothallidinae und Laeliinae Cattleyeae, waren alle Wände der Schutzzellen gleichmässig verdickt, bei einem Drittel dagegen blieb die äussere, also an das Rindenparenchym grenzende Tangentialwand dünn. Eine Bevorzugung dieser Wand gegenüber den anderen war in keinem Falle wahrzunehmen.

#### Pericambium.

Aehnlich wie die Schutzscheide bildet auch das Pericambium aus einer Zellschicht bestehend einen Cylinder um das Gefässbündel, und besitzt wie jene verdickte und Auslasszellen. Dabei gilt als Regel, dass das Pericambium immer ein bis zwei Auslasszellen mehr und etwa ebensoviel verdickte Zellen weniger hat als die Schutzscheide, so dass verdickte und Auslasszellen des Pericambium im Querschnitt zumeist in gleicher Zahl vertreten sind. Gewöhnlich zeigt das Pericambium wenig von diesen Regeln Abweichendes. Ein ganz seltener Fall liegt bei *Cypripedium spectabile* vor, wo in der vor dem Phloëm liegenden Reihe von Zellen, welche der Regel nach sämtlich verdickt sein sollten, die mittleren Zellen dünnwandig geblieben sind und an jeder Seite nur von zwei verdickten Zellen flankiert werden.

#### Gefässbündel.

Die Holzstrahlen sind meist mit grosser Gleichmässigkeit im Kreise geordnet und schliessen zu je zweien in Grösse und Ausbildung äusserst



variable Phloëmgruppen ein. Den sehr deutlichen grossen Phloëmgruppen der *Cypripedilinae* und des *Phajus grandifolius* stehen die theilweise kaum erkennbaren Phloëmgruppen von *Goodyera procera*, *Coelia Baueriana* und *Broughtonia sanguinea* gegenüber.

Auch die Zahl der Strahlen ist selbst innerhalb einzelner Gruppen sehr schwankend. So bewegt sich die Anzahl der Xylemstrahlen bei den *Coelogyninae* zwischen sechs und fünfundzwanzig, bei den *Cattleyeae* zwischen acht und siebenundzwanzig. Diese letztere ist zugleich die höchste bei vorliegenden Untersuchungen gefundene Zahl und wurde bei *Epidendrum ciliare* beobachtet. Den Gegensatz dazu bildet *Physosiphon Loddigesii* mit nur fünf, *Scaphosepalum verrucosum* und *Platyclinis filiformis* mit je sechs Xylemstrahlen.<sup>1)</sup> Gewöhnlich ist die Verholzung in allen davon betroffenen Theilen des Gefässbündels eine gleichförmige, indessen kommt es, wie z. B. bei *Pleione* und *Aërides odoratum*, vor, dass gerade die Phloëmgruppen von ganz besonders kräftig verdickten Partien umgeben sind. Umgekehrt schieben sich bei *Dendrobium nobile* zwischen Holzstrahlen und Phloëmgruppen grössere dünnwandige Zellcomplexe ein.

Ungefähr die Hälfte der untersuchten Formen lässt ein centrales Parenchym dünnwandig, während dasselbe in der anderen Hälfte von der allgemeinen Verholzung ergriffen wird. Zu der ersteren gehören die meisten *Cattleyeae*, von denen *Epidendrum ciliare*, zusammen mit *Coelogyne fuliginosa*, als bester Vertreter für ein besonders grosses dünnwandiges centrales Parenchym gelten kann. Ganz verholzt ist dasselbe beispielsweise bei fast allen *Pleurothallidinae*.

### Beziehungen zur Systematik.

Betrachten wir endlich zusammenfassend die Resultate der anatomischen Untersuchung in Hinsicht auf die systematische Eintheilung der *Orchidaceen*, so tritt in den meisten Fällen eine grosse Uebereinstimmung im anatomischen Bau zwischen nahe verwandten Formen anderer Verwandtschaftsgruppen gegenüber zu Tage. Wenn auch Abweichungen von dem Typus einer Gruppe schwerlich dazu berechtigen, morphologisch zweifellos zu der betreffenden Gruppe gehörige Formen aus derselben zu entfernen, so wird anderseits das Auftreten charakteristischer anatomischer Besonderheiten bei verwandten Gattungen die Zusammengehörigkeit derselben jedenfalls bekräftigen.

---

1) Palla (a. a. O. S. 203) hat eine *Polyrrhiza*-Species mit drei oder vier Strahlen beschrieben.

Dergleichen Characteristica treten zumeist im Velamen und im Rindenparenchym auf. Nicht selten finden sich verschiedene Typen in einer Gruppe, welche oft durch Uebergangsformen mit einander verbunden sind.

Es soll im Folgenden versucht werden, besonders in die Augen springende Eigenheiten verschiedener Gruppen hervorzuheben. Natürlich war das nur bei solchen möglich, aus denen in vorliegender Arbeit genügend viele Formen untersucht worden sind, um im Grossen und Ganzen ein Urtheil auf den Gesamtcharakter der Gruppe zuzulassen.

Von den Cypripedilinae zeigen die vier mit Velamen begabten Paphiopedilen in diesem einen einfachen und mit geringen Modificationen übereinstimmenden Bau. Auch in dem bei allen Cypripedilinae sehr breiten Rindenparenchym ist allgemein die Neigung vorhanden, die an die Interzellularen grenzenden Membranpartien schwach zu verdicken. Gemeinsam sind den Cypripedilinen ferner die auffallend grossen Phloëmgruppen.

Unter die zwei Velamentypen der Coelogyninae ordnen sich sämtliche untersuchten immergrünen Formen dieser Gruppe; auch die in ihrer Stellung bisher nicht ganz sichere Coelogyne fimbriata zeigt mit Coelogyne Parishii im Velamen deutliche Verwandtschaft. Im Rindenparenchym herrscht das Bestreben vor, die mittleren, meist grosszelligen Partien von der sonst reichen Netzbildung frei zu lassen. Abweichend verhält sich Pleione praecox, deren einschichtiges Velamen Coelogyne cristata näher steht als C. Parishii.

Den Liparidinae ist gemeinsam die mangelhafte Ausbildung des Velamens, welches zumeist auch ohne Verdickungen bleibt. Das Rindenparenchym ist äusserst reich an den verschiedenartigsten Verdickungen als Netzen und besonders an abrollenden Spiralfasern. Die Schutzscheide ist durchgehends wenig verstärkt.

In hohem Grade interessant ist die Gruppe der Pleurothallidinae, deren zwei Typen ebenfalls durch Zwischenglieder verbunden sind. Die bei manchen Species ausserordentlich starke, hauptsächlich auf bestimmte Stücke der Tangentialwände des Velamen beschränkte Verdickung, die ganz auffallend entwickelten Stabkörper mancher Formen, die durchgehends geringe Zahl der Velamenlagen, die Neigung, in dem an Verdickung armen Rindenparenchym die mittleren Zellen unverhältnissmässig gross zu bilden — das alles zusammen schliesst die Pleurothallidinae streng gegen alle übrigen untersuchten Orchideen ab. Sämtliche Pleurothallidinae weisen in der Schutzscheide allseitig gleichmässig verdickte Zellen auf.



Das centrale Parenchym ist fast immer verholzt.

Die Laeliinae-Cattleyeae verfügen durchgehens über ein gut entwickeltes Velamen, welches regelmässig mit Spiralverdickungen ausgestattet ist und mit wenig Ausnahmen die Neigung bekundet, dieselben auf die horizontalen und tangentialen Wände zu beschränken. Bei allen Formen besitzen die an die Endodermis stossenden Velamenwände mehr oder weniger feine Leisten, dagegen mangeln fast immer die Stabkörper. Im Rindenparenchym zeichnen sich die meisten Cattleyeae durch die obenbeschriebenen, um die Zellen in tangentialer Verticalebene herumlaufende Ringe aus.

Die Schutzscheide wird bei allen Formen allseitig gleichmässig verdickt. Das meistens vielstrahlige Gefässbündel umgibt durchschnittlich ein unverholztes centrales Parenchym.

Den wenigen untersuchten Sobraliinae ist im dreischichtigen Velamen vor allem die eigenartige arabeskenähnliche Zeichnung der an die Endodermis grenzenden Wände, welche sie nach Leitgeb mit einigen Bolbophyllum theilen, und die mächtige Ausbildung der Stabkörper eigen.

In der Gruppe der Dendrobiinae unterscheidet sich *Eria ornata* mit ihrem zweischichtigen, völlig glattwandigen, unverdickten Velamen wesentlich von den vier- bis sechsschichtigen Velamen der Dendrobien und dessen reichen Spiralverdickungen. Ebenso treten nur bei *Eria ornata* im Rindenparenchym schwache Verdickungen auf.

Späteren Untersuchungen wird es vorbehalten bleiben, in dieser Weise auch die übrigen Gruppen der Orchideen zu behandeln, von welchen bisher zu wenig Formen auf ihre anatomischen Eigenthümlichkeiten hin bearbeitet worden sind, als dass man die Resultate zu einer Charakterisirung der Gruppen zusammenfassen könnte.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut zu Heidelberg unter der Leitung des Herrn Hofrath Pfitzer begonnen und vollendet.

Für seine gütige Unterstützung gestatte ich mir an dieser Stelle meinen ganz verbindlichen Dank zu sagen.

## Erklärung der Abbildungen.

Die in den Abbildungen gebrauchten Abkürzungen sind folgende:

Vel. = Velamen.

V.z. = Velamenzellen.

St.K. = Stabkörper.

V.K. = Verdickungskörper.

End. = Endodermis.

l. e. = lange Endodermiszelle.

k. e. = kleine „

R.p. = Rindenparenchym.

v.r. = Verdickungsring.

Fig. 1. *Platyclinis filiformis*.

Wurzelquerschnitt: Velamen mit spiralig verdickten kurzen Haaren und Stabkörpern, Endodermis mit dreiseitiger Verdickung und ein Theil des Rindenparenchyms, dessen mittlere Reihen besonders grosslumig sind.

Fig. 2. *Coelogyne Parishii*.

Wurzelquerschnitt: Velamen mit besonderer Ausbildung der innersten Schicht, die Endodermiszellen sind allseitig verdickt. Ein Theil des Rindenparenchyms.

Fig. 3. *Scaphosepalum verrucosum*.

Wurzelquerschnitt: Velamen mit besonderer Verdickung der tangentialen Verticalwände und schwachen Stabkörpern. Endodermis mit dreiseitig verdickten Zellen; ein Theil des Rindenparenchyms.

Fig. 4. *Cryptophoranthus Dayanus*.

Wurzelquerschnitt: Velamen mit eigenartigen Verdickungen und Stabkörpern; Endodermis mit schwacher Verdickung; erste Zellreihe des Rindenparenchyms.

Fig. 4a. Stabkörper derselben Species.

Wurzelquerschnitt in starker Vergrösserung.

Fig. 4b. Dasselbe im Tangentialschnitt.

Die mit v.z. bezeichneten Linien sind die Wände der an die Endodermis stossenden Zellen. Die mit l.e. und k.e. versehenen feinen Linien sind die bei etwas tieferer Einstellung sichtbaren Wände der langen und der kleinen Endodermiszellen. Die mit V.K. bezeichneten Verdickungskörper sind nicht häufig.

Fig. 5. *Pleurothallis velaticaulis*.

Wurzelquerschnitt: Velamen mit breiten Bändern und Spiralen. Endodermis mit schwacher Verdickung der kleinlumig Zellen. Stück des Rindenparenchyms.

Fig. 6. *Pleurothallis nemorosa*.

Wurzelquerschnitt: Einfache Verdickung im Velamen. Endodermis mit allseitiger Verdickung. Theil des Rindenparenchyms.

Fig. 7. *Restrepia Falkenbergii*.

Wurzelquerschnitt: Eigenartige Verdickung im Velamen. Stabkörper ähnlich jenen von *Cryptophoranthus Dayanus*. Endodermis fast ohne Verdickung. Ein Theil des Rindenparenchyms mit netzförmigen Verdickungen.



Fig. 8. *Arpophyllum* sp. Wurzel.

Radialer Längsschnitt. Der Stabkörper sitzt auf der sich spitz in das Velamen vorwölbenden kleinen Endodermiszelle.

Fig. 9. *Epidendrum equitans*.

Wurzelquerschnitt: Velamen mit zahlreichen Verdickungsleisten, Endodermis mit dreiseitig verdickten langen Zellen. In der kleinen Zelle sind zwei Fortsätze der verdickten langen Nachbarzelle getroffen.

Fig. 9a. Dasselbe. Die Fortsätze der langen Endodermiszelle sind stark verdickt und haben sich in der Mitte der kleinen Zellen getroffen. Die Reste der kleinen Zellen haben sich ebenfalls stark verdickt. (Seltenes Bild.)

Fig. 9b. Dasselbe. Radialer Längsschnitt. Die langen Endodermiszellen wölben sich in die kleine Zelle ein.

Fig. 9c. Schematische Erklärung des in Fig. 9 dargestellten Bildes.

Fig. 10. *Leptotes bicolor*.

Wurzelquerschnitt: Velamen mit zwei ganz verschiedenen Zellschichten. Endodermis mit dreiseitig stark verdickten Zellen. Rindenparenchym mit verschiedenen Verdickungsarten.

Fig. 11. *Cattleya Skinneri*.

Wurzelquerschnitt: Endodermis mit allseitig verdickten Zellen. Rindenparenchym. Die mittleren Zellreihen mit correspondirenden Verdickungsringen.

Fig. 12. *Epidendrum equitans*.

Radialer Längsschnitt durch den Vegetationspunkt der Wurzel. Erstes Auftreten von Stabkörpern. Stark vergrössert.

Fig. 12a. Dasselbe. Etwas älteres Stadium. Stark vergrössert.

Fig. 13. *Sobralia macrantha*.

Wurzelquerschnitt: Stabkörper in starker Vergrösserung.

Fig. 13a. Dasselbe. Wurzelquerschnitt: Der Stabkörper ist mehr an seinem Rande getroffen. Stark vergrössert.

Fig. 13b. Dieselbe Species. Wurzeltangentialschnitt. Theil der an die Endodermis grenzenden Velamenwand mit Ansatz des Stabkörpers über der mit k.e bezeichneten kleinen Endodermiszelle. v.z. sind die radialen Zellwände der innersten Velamenschicht. Stark vergrössert.

Fig. 13c. Dieselbe Species. Eine Zelle der innersten Velamenschicht halb schief getroffen. Ausser den Leisten der an die Endodermis grenzenden Wand erheben sich Fasern, welche sich später zu Balken vereinigen. Stark vergrössert.

Fig. 13d. Dieselbe Species. Wurzeltangentialschnitt. Die an die Endodermis grenzende Wand einer Zelle der innersten Velamenschicht mit arabeskenähnlichen Verdickungen. Stark vergrössert.

Fig. 14. *Rodriguezia venusta*. Wurzel. Tangentialschnitt. Auf der an die Endodermis grenzenden Wand der innersten Velamenschicht bilden sich über den langen Endodermiszellen Poren, über den kleinen Endodermiszellen feine Leisten.

Fig. 15. *Warszewiczella discolor*. Wurzel. Radialer Längsschnitt. Velamen mit äusserst feinen spiraligen Verdickungen. In der Endodermis bedeutenden Unterschied zwischen grossen und kleinen Zellen.

## Ueber Etiolement.

(Vorläufige Mittheilung.)

Von Dr. Erich Amelung.

Aus dem botanischen Institut Würzburg.

In der physiologischen Litteratur finden wir ausser den grundlegenden Arbeiten von Sachs wenige Angaben über Etiolement. Im Gegensatz zu ihm haben sich Kraus und Godlewski mit Keimpflanzen beschäftigt, welche ganz im Finstern gewachsen waren und in Folge dessen nur den mitgebrachten Vorrath an Reservestoffen verbrauchen konnten, während Sachs schon vorher eine ganz neue Methode der Forschung dadurch eingeführt hatte, dass er Sprosse von kräftig wachsenden Pflanzen in einen finsternen Raum leitete und so eine weitere Ernährung der vorhandenen Organe und zugleich Neubildung von Organen im Finstern ermöglichte.

Auf Anregung von Herrn Geheimrath von Sachs habe ich im Sommer 1893 im Würzburger botanischen Garten eine Reihe derartiger Etiolirungsversuche angestellt, über welche ich in den folgenden Zeilen Mittheilung machen möchte.

Die Versuche wurden mit *Cucurbita maxima* gemacht und zwar mit kräftigen, im Freien gewachsenen Exemplaren. Die Pflanzen standen an sonnigen Stellen des Gartens, so dass die vorhandenen grünen Blätter in bester Weise assimiliren und den im Finstern befindlichen Sprossen Nahrung zuführen konnten. Bei den Versuchen hatten die Pflanzen theils 4—7 grüne kräftige assimilationsfähige Blätter, theils waren es ältere Pflanzen mit 20 und mehr Blättern ausserhalb der dunkeln Kästen.

Die zu den Versuchen gebrauchten Apparate sind Holzkästen in Schilderhausform (Grösse  $200 \times 70 \times 70$  cm), innen schwarz angestrichen und auf der einen Seite mit einer Thür versehen. Das einzuführende Ende des Hauptsprosses wurde durch ein ca. 20 cm über



dem Boden befindliches Loch eingeführt, welches dann durch halbirten Kork oder Baumwolle lichtdicht verschlossen wurde. Nach dem Einführen des Hauptsprosses in den finsternen Raum wurden die Nebenknospen in den Blattachsen der im Licht befindlichen Blätter mit der grössten Sorgfalt entfernt, besonders aber diejenigen aus den Achseln der Cotyledonen. Es ist überraschend, zu sehen, mit welcher unglaublichen Kraft derartige Seitensprosse, die etwa beim Ausschneiden übersehen sind, in wenigen Tagen heranwachsen, d. h. dem in das Finstere eingeführten Gipfel die Nahrung entziehen. Auf diesen Punkt musste während der ganzen Versuchsdauer ein besonderes Augenmerk gerichtet werden, wenn das im Finsternen entwickelte Sprosssystem zu der ungeheuren Grösse heranwachsen soll, wie es bei den in Würzburg früher angestellten und meinen Versuchen geschehen ist. Jeder einigermaassen Urtheilsfähige, welchem man das in dem Kasten in 6—8 Wochen entwickelte etiolirte Sprosssystem zeigt, ist erstaunt über die merkwürdige Erscheinung.

#### A) Vegetative Organe im Finstern.

Die in das Finstere eingeführte Knospe hatte im Durchschnitt ein Gewicht von 2—4 g (Frischgewicht) und ca. 15—20 Blättchen und Blattanlagen, und dementsprechend in den Blattachsen ca. 15—20 männliche und weibliche Blüten und Blütenanlagen. Die grössten Blütenknospen hatten eine ungefähre Länge von 3—4 mm und einen ungefähren Durchmesser von 2 mm, die dann in acropetaler Richtung bis zu einer dem blossen Auge eben noch sichtbaren Grösse herunterging.

Die in das Finstere eingeleitete Knospe zeigte in den ersten Tagen ein enormes Wachstum bei gleichzeitiger Torsion der im Finstern gewachsenen Stengel und Blattstiele, so dass eine Verlängerung bis auf 70 oder 100 cm in den ersten drei Tagen nichts Seltenes war. Die Stärke und Schnelligkeit des Wachstums nahm allmählich mit der Zunahme der im Finstern gebildeten Organe ab, jedoch hörte das Wachstum erst viel später nach dem vollständigen Zugrundegehen der ernährenden Blätter auf.

Im Verhältniss der Entfernung von den ernährenden Blättern stand ebenso die Grösse der im Finstern gebildeten Blätter, indem die ersten 3—4 der letzteren die normale Grösse erreichten, welche dann langsam abnahm, ein Verhalten, welches ja bekanntlich Pflanzen, die ganz ins Finstere gestellt wurden, nicht zeigen, worauf Sachs in den Vorlesungen mit besonderen Nachdruck hingewiesen hat.

Das Verhalten des im Finsternen befindlichen Sprosses gibt zu interessanten physiologischen Erwägungen Anlass, zunächst nämlich, wie schon erwähnt, werden die völlig gelben ersten 3—4 Blätter ebenso gross, als die normalen grünen, am Lichte befindlichen.<sup>1)</sup>

Diese Thatsachen beweisen, wie Sachs schon angegeben, dass das bekannte Kleinbleiben etiolirter Blätter, welches seit alter Zeit in der physiologischen Litteratur eine so grosse Rolle spielt, wesentlich eine Folge mangelhafter Ernährung ist, während man früher glaubte, es handele sich hier um eine ganz directe Beziehung des Lichtes zum Wachsthum der Zellen.<sup>2)</sup>

Indessen muss bemerkt werden, dass, wenn die Zahl der im Finstern befindlichen Blätter eine sehr beträchtliche wird, dann nach und nach die Grösse der etiolirten Blätter abnimmt. Dies beruht offenbar auf 2 Ursachen, auf welche Sachs schon in seinen alten Untersuchungen hingewiesen hat, einerseits werden auch die Blätter eines Kürbissprosses, welcher bei voller Beleuchtung wächst, nach dem Gipfelende hin, d. h. zugleich gegen den Herbst hin, kleiner und zweitens kommt eine Thatsache hier in Betracht, auf deren grosse physiologische Bedeutung Sachs in seinen ersten Untersuchungen ebenfalls schon hingewiesen hat, und welche in der hier folgenden Abhandlung geradezu als prinzipielle Grundlage meiner Hauptergebnisse betrachtet werden muss; nämlich, dass der Weg, welchen die, in den grünen Blättern erzeugten, organbildenden Stoffe durchwandern müssen, um zur Knospe zu gelangen, immer länger wird und dieser Weg kann bei meinen Versuchen zuletzt bis zu 7 Metern betragen. Es leuchtet ein, dass bei der Länge des Weges, welchen die Bildungstoffe aus den grünen belichteten Blättern bis zum Gipfel des etiolirten Sprosses hin durchwandern müssen, nicht nur beträchtliche Zeit erfordert, sondern dass auch Schwierigkeiten verschiedener Art in der Stoffbewegung überhaupt eintreten können.

Diese Gesichtspunkte wolle der Leser besonders im Auge behalten bei den späteren Angaben über Blüthen- und Fruchtbildung im finsternen Raume.

Ich führe hier einige Zahlen an, welche einen Begriff geben von der Ernährungsarbeit der am Licht befindlichen grünen Blätter, inso-

---

1) Derartige Blätter befinden sich in dem physiologischen Herbar von Sachs und in meinem eigenen Besitz.

2) Die ganze oben erwähnte Abhandlung von Godlewski geht von diesem unrichtigen Gesichtspunkt aus und ist daher völlig verfehlt.



fern als die Stoffmassen der im Finsternen entstandenen Organe eben in jenen erzeugt worden ist.<sup>1)</sup>

No.	Dauer des Versuchs	□ cm Assimilations- fläche	Frishgewicht der etiolirten Subst.	Trocken- gewicht	Länge des Haupt- sprosses
1.	12.VII. — 1.IX.	,6010,0	1500,0	88,5 g = 5,9 0/0	310 cm
2.	4.VII. — 19.VII.	ca. 5000,0	1060,0	60,0 g = 5,66 0/0	690 cm
	19.VII. — 28.VIII.	2615,0			
3.	7.VII. — 19.VII.	7000,0 ca.	1520 g	53,65 g = 3,53 0/0	336 cm
	19.VII. — 4.VIII.	3582,0			
4.	5.VII — 15.VIII.	2307	1100 g	47,41 g = 4,31 0/0	440 cm
5.	17.VIII. — 28.X.	ca. 25 grosse Blätter	3425,0 + 4000,0 Kürbisfrucht	—	—

B) Blütenbildung im Finstern.

Männliche sowohl wie weibliche Blüten erhielt ich in grosser Anzahl. Im Allgemeinen waren die zuerst entwickelten Blüten von normaler Form und Grösse; was aber von besonderem physiologischen Interesse ist, ist die Thatsache, dass die Blüten, welche im finsternen Kasten sich entwickelt hatten, zu eben derselben Morgenstunde aufblühten, wie die Blüten der im Freien wachsenden normalen Pflanzen, ebenso wie die Blüthezeit der im Finstern erzeugten Blüten dieselbe war, wie diejenige der normalen im Licht befindlichen Blüten.<sup>2)</sup> Diese zwei Thatsachen sind um so mehr hervorzuheben, als sich die betreffenden blattbildenden Sprosse schon wochenlang im Finstern befanden und dadurch für die Periodicität des Blühens mehr beweisen, als wenn man normale Pflanzen auf einige Tage in einen dunkeln Raum bringt.

Die bis jetzt beschriebenen Thatsachen sind nun mehr oder weniger eine Bestätigung der von Sachs schon beschriebenen Thatsachen; es war nun meine Hauptaufgabe, die morphologischen und physiologischen Verhältnisse der im Finstern entstandenen Blüten und etwaige Abweichungen derselben zu untersuchen.

1) Diese Angaben hier nur vorläufig, da ich im nächsten Sommer die Versuche fortsetzen werde und dann eine genaue Beschreibung der ganzen Untersuchung geben werde.

2) Sachs, Abhandlungen, Band I, S. 256, Absatz 2.

Wie von vornherein anzunehmen war, waren die ersten der im Finstern entwickelten Blüten völlig normal, da einerseits bei der Einführung in den dunkeln Raum die Knospen doch schon eine ziemliche Grösse hatten, also Pollen und Ovula wohl schon angelegt waren, und andererseits der Weg, welchen die blüthenbildenden Stoffe nehmen mussten, ein sehr kleiner war. Bei den ersten männlichen Blüten war kaum eine Abänderung zu bemerken, jedoch proportional mit der Länge des Weges vom Licht bis zu den etiolirten Blüten traten auch Abweichungen ein. Ich muss von vornherein bemerken, dass die Corolle stets schön gelb gefärbt und gross blieb, dass sich die Abweichungen speciell auf die eigentlichen Fortpflanzungsorgane, Pollen und Ovula beziehen.

Waren, wie schon gesagt, die ersten Blüten regelmässig, so liessen sich die ersten Störungen in der Grösse des Pollens nachweisen. Die folgenden Messungen geben wohl am besten an, wie im Gegensatz zum normalen Pollen die Grösse des etiolirten Pollens schwankt! (Die Messungen mittels Ocularmikrometer ausgeführt: 40 Theilstriche sind gleich 1 mm). Durchmesser normaler Pollenkörner: 26. 26. 26. 27. 27. 27. 26. 27. 26. 26. Durchmesser etiolirter Pollenkörner: 28. 26. 27. 28. 28. 22. 29. 25. 27. 24. Es schwankt also der Durchmesser der normalen Pollenkörner nur zwischen 26 und 27 Mikrométertheilstrichen, während derjenige der etiolirten zwischen 22 und 29 Mikrométertheilstrichen differirt. Alle weiteren Störungen kann man am besten als Atrophie zusammenfassen. Waren bei den ersten Blüten nur die Pollenkörner selbst angegriffen, so erstreckte sich der Schwund bei weiterem Fortschreiten auch auf die Antheren. Der länglich-walzenförmige oder rundliche Körper, welchen bekanntlich das zusammengewachsene Convolut der fünf Antheren bildet, wird immer kleiner und magerer; es kommen dann im weiteren Verlauf Blüten, deren Antheren sich nicht mehr zu einem compacten Körper zusammenschliessen und als Schluss-Blüten, an denen die Antheren ganz verschwunden sind und die Filamente nur als 1—2 mm lange Zapfen aus dem Torus hervorragen.

Auch die weiblichen Blüten sind im Allgemeinen normal geformt und wohl nicht so sehr der Degeneration ausgesetzt als die männlichen. Doch fanden sich unter der grossen Zahl weiblicher Blüten, welche ich im Verlaufe der verschiedenen Versuche erhielt, einige wirkliche Abnormitäten und offenbar muss die Hauptursache der Missbildung dem Etiolement zugeschrieben werden. Diese unten näher beschriebenen Missbildungen machen im Gegensatz zu den atrophischen



männlichen Blüten merkwürdigerweise den Eindruck hypertrophischer Abweichungen, während man doch eher einen Mangel in der Ernährung erwarten dürfte. Bei der einen dieser Blüten bestand die Abnormität darin, dass auf der Aussenseite der sonst normalen drittheiligen Narbe ein neues gelbes Blumenblatt angewachsen war, welches sich bis zur Corolle fortsetzte, und auf der Innenseite der Narbe ein kleiner Wulst mit freien Ovulis hervorragte. Die Abnormität geht dann hinunter bis zum Fruchtknoten, indem genau unter dem abnormen Narbenlappen ein neues Karpellblatt in den Fruchtknoten eingeschoben war, welches ebenfalls an seinen Rändern Ovula trug.

Die zweite abnorme Blüthe hatte eine wohlausgebildete viertheilige Narbe und dementsprechend auch einen vierfächerigen Fruchtknoten, aber auf dem Blütenboden zwischen Torus und Corolle war eine neue überzählige Blüthe in Form einer ca. 0,7 cm Durchmesser haltenden Halbkugel gebildet, auf deren Oberseite ebenfalls freie Ovula sassen, und deren Corolle und Narbe durch Wülste angedeutet waren, die sich über die Kugel hinzogen.

Viel wichtiger sind die Beobachtungen über die Functionsfähigkeit der im Finstern vollständig neu entstandenen männlichen und weiblichen Blüten. Schon Sachs benutzte zur Bestäubung seiner im Finstern entstandenen weiblichen Blüten normale im Licht erwachsene Pollen; das Resultat war dann eine ca. 1 Kilo schwere Frucht. Die Ergebnisse meiner in dieser Richtung angestellten Untersuchungen sind nun folgende:

Wurde der im Finstern entstandene Pollen am frühen Morgen auf eine im Freien entwickelte weibliche Blüthe übertragen und dieselbe vor weiteren Besuchen pollenbringender Insekten durch Ueberstülpen einer Glasglocke geschützt, so wurde in keinem Falle eine Befruchtung erzielt, die Narbe war vielmehr meistens am dritten Tage abgefallen und der Fruchtknoten schrumpfte allmählich zusammen und fiel zuletzt ab.

Wurden im Gegensatz hierzu im Finstern entfaltete weibliche Blüten mit normalem im Licht erwachsenen Pollen befruchtet, so trat, übereinstimmend mit der früheren Erfahrung von Sachs, Fruchtbildung ein, es wurden auf diese Weise Kürbisse erzielt, deren grösste ein Gewicht von 4 Kilo, 2,5 Kilo und 2 Kilo hatten. Es zeigt sich also, dass männliche Blüten im Finstern degenerirt und functionsunfähig werden, während auf die weiblichen Blüten, auch wenn sie im Finstern entstanden sind, der normale Pollen eine kräftige Wirkung ausübt. Durch dieses sehr wichtige Ergebniss wurde ich dann zu einer weiteren mikroskopischen Untersuchung veranlasst, deren Ergebnisse sich mit dem makroskopischen Befunde, wenigstens

was den Pollen anlangt, decken. Die sehr verschiedene Grösse der Pollenkörner habe ich schon oben erwähnt, bei Dünnschnitten zeigte sich nun Folgendes. Die Exine und Intine waren gut entwickelt, das Nahrungsplasma füllte das ganze Innere des Pollenkornes aus, und zwar völlig homogen aus, dagegen waren die beiden Zellkerne entweder ganz verschwunden oder nur einer derselben noch vorhanden.<sup>1)</sup> Es ist dieses also eine Bestätigung der Thatsache, dass mit etiolirtem Pollen nie eine Befruchtung erzielt wurde, da ja bekanntlich die Kerne die Träger der Befruchtung sind.

Ich komme nun zum Schluss zu den im Finstern entstandenen Kürbissen und den in ihnen enthaltenen Samen. Die Früchte schienen auf den ersten Anblick gut entwickelt, festes Fruchtfleisch, welches nach innen zu ein faseriges Gefüge bekam, an welchem dann die einzelnen Samenkörner hingen. Hier allerdings war dann die weitere Ausbildung auf einer ganz bestimmten Stufe stehen geblieben. Die äussere Samenschale war ungefähr zu  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$  der Gesamtoberfläche ziemlich normal und zwar gerade an dem Spitzenende, in welchem sich der Embryo befindet, dann aber gänzlich in der Art degenerirt, dass sie in papierdünne Lamelle überging. Dementsprechend war auch der Inhalt der Samenkörner. In der leeren Höhlung sass ein winzig kleiner Embryo (mit blossen Auge nicht mehr zu erkennen), ein Beweis, dass der normale Pollen bis in die Eizelle eingedrungen und diese befruchtet hatte, es aber nachher der befruchteten Samenknospe an Kraft gefehlt hatte, sich weiter zu entwickeln. Es konnte dieses bei allen drei Kürbissen beobachtet werden, und zwar hatten bei den beiden kleineren Früchten die Embryonen eine eiförmige Gestalt, während bei dem grossen Kürbis die Kotyledonen in Form halbkreisförmiger Erhöhungen angedeutet waren.

Ich bleibe mit diesem Resultat meiner Untersuchungen hinter Sachs zurück, welcher einen Kürbis erhielt, dessen Samen zu  $\frac{1}{3}$  keimfähig waren. Ob das Resultat meiner Untersuchungen auf unvollkommene Reife oder andere Ursachen zurückzuführen ist, muss die weitere Untersuchung lehren.

Würzburg, den 14. Februar 1894.

---

1) Die Färbung wurde mit Grenacher'schem Boraxcarmin ausgeführt und zur Controlle Dünnschnitte von normalen Pollenkörnern in derselben Flüssigkeit gefärbt. Bei den normalen Pollenkörnern traten die Zellkerne jedesmal deutlich hervor.

---



## Berichtigung.

Beim Lesen der Abhandlung von Klemm über *Caulerpa prolifera* erregte der Satz, in welchem der benutzte Klinostat beschrieben wird, bei mir eine gewisse Verwunderung. Klemm theilt mit, dass er den seinerzeit von mir mit Hilfe des Stationsmeehanikers zum ersten Mal construirten Wasser-Klinostaten betriebsfähig gefunden habe. So sehr es mich freut, dass meine Bemühungen, Collegen brauchbare Einrichtungen und Apparate vorzubereiten, soweit ich hoffte, gelungen sind, so sehr wunderte es mich, dass Herr Dr. Klemm angibt, dass nur Prof. Mayer und Prof. Schönlein daran den Hauptantheil hätten. Die Unrichtigkeit dieser Angabe geht schon theilweise daraus hervor, dass Prof. Schönlein zur Zeit, als ich die Einrichtungen an der Station machte, dort noch gar nicht thätig war. Prof. Mayer stand den Bedürfnissen der Pflanzenphysiologen ganz fremd gegenüber, was erklärlich ist, da seine Arbeiten allein auf zoologisch-mikroskopischem Gebiet liegen. Prof. Dohrn würde sonst auch keinen Botaniker mit den Einrichtungen betraut haben. Prof. Mayer hat sich an dieser Thätigkeit so gut wie nicht betheiligt, sondern nur von meinen Anordnungen Kenntniss genommen, da die Sache in seinem Ressort lag. Die Construction eines Klinostaten war Prof. Mayer damals ganz neu. Nachdem die ersten Schwierigkeiten überwunden, ist es natürlich leicht, an einem neuen Apparate kleine Verbesserungen anzubringen. Ich erkenne diese aus Klemm's Angaben, sie sind aber ganz unwesentlich und wenn ich sie nicht selber von vornherein anbrachte, so kommt es daher, dass in Neapel Material und Techniker nicht allezeit zur Hand sind, wie bei uns.

Ich habe kein Interesse daran, meinen Namen gedruckt zu sehen. Aus diesem Grunde habe ich in meinem Bericht in der Botan. Zeitung 1892 von meinem Namen den bescheidensten Gebrauch gemacht. Trotzdem steckt in diesen Einrichtungen ein gewisses geistiges Eigenthumsrecht, das ich, wie publicirt, herzlich gern mit Herrn Prof. Pfeffer theile, aber doch nur mit ihm. Von Dank habe ich, obgleich es ja angenehm ist, jetzt in Neapel alles zur Arbeit parat zu finden, trotzdem nie geträumt. Dagegen wünsche ich doch auch nicht durch die mangelnde Objectivität Dr. Klemm's in den Verdacht zu kommen, als ob ich mir die Ideen der Herren Prof. Mayer und Schönlein angeeignet hätte.

Giessen, 1. Februar 1894.

Dr. A. Hansen.

---

## Litteratur.

**Beck** (Ritter Günther von). Flora von Niederösterreich 1890—1893.

Wien, Verlag von C. Gerold's Sohn.

**Beckhaus**, Flora von Westfalen (nach des Verfassers Tode herausgegeben von L. A. W. Hesse). Münster 1893. Aschendorff's Verlag.

**Buchenau**, Flora von Bremen und Oldenburg. Vierte Auflage. 1894.

Bremen, Verlag von M. Heinsius.

Das Erscheinen dieser Floren — von denen die erstgenannte bei Weitem die umfangreichste ist — zeigt, dass auf dem Gebiete der Floristik eine erfreuliche Thätigkeit herrscht, und namentlich ist für das niederösterreichische Florengebiet das Erscheinen des Beck'schen Werkes zu begrüßen, da dieser Theil Oesterreichs seit

langer Zeit keine floristische Bearbeitung mehr gefunden hatte. Eine eingehende Beurtheilung der Floren zu geben, muss Floristen von Fach überlassen bleiben; bei der in vierter Auflage erscheinenden Buchenau'schen Flora ist ja längst anerkannt, dass sie zu den besten Localfloren zählt. Hier soll uns eine andere Frage beschäftigen. Was ist eigentlich die Aufgabe einer „Flora“? Ist es noch immer nur die, die Pflanzen eines bestimmten Gebietes möglichst scharf von einander zu unterscheiden und zu trennen, und so im besten Falle eine genaue Statistik zu liefern? Jedermann wird zugeben, dass dies dem heutigen Standpunkt der Wissenschaft nicht entsprechen würde; und so gibt denn die Beek'sche Flora z. B. auch einen interessanten allgemeinen Theil, welcher die pflanzengeographischen Verhältnisse Niederösterreichs behandelt. Aber nicht nur die Vertheilung der Pflanzenwelt und wo möglich die Geschichte derselben soll eine Flora bieten, sie soll auch ein möglichst eingehendes Bild der einzelnen Pflanze liefern, eine Charakteristik derselben, die auch auf die biologischen Momente Rücksicht zu nehmen hat. Dagegen wird noch vielfach gefehlt; während z. B. in Kirchner's Flora von Stuttgart die Blütenbiologie eine sehr aner kennenswerthe Berücksichtigung gefunden hat; sehen wir an einigen Beispielen, die sich auf die Vegetationsorgane beziehen, wie die verschiedenen Verfasser dieser Forderung einer möglichst allseitigen Charakteristik nachkommen.

*Hedera Helix*. Bekanntlich sind die Blätter an den fertilen Sprossen anders geformt und anders angeordnet, als an den sterilen. Beek sagt über die Anordnung nichts, ebensowenig Beekhaus; Buchenau gibt an, die Stellung sei zweizeilig, was aber nur für die Klettersprosse zutrifft.

*Utricularia*. Der Thierfang wird von allen drei Autoren angegeben. Beek sagt von *Utric. vulgaris* fälschlich, die Blätter seien „nicht zweizeilig“, was nun allmählich doch oft genug corrigirt worden ist; keiner der Autoren erwähnt die fadenförmigen „Luftsprosse“.

*Nuphar luteum*. Bekanntlich hat diese Pflanze Wasserblätter — die nicht selten die einzige vorhandene Blattform darstellen — und Luftblätter. Nur Beekhaus erwähnt die Wasserblätter, aber nur von einem bestimmten Standort — sie sind aber überall vorhanden und gehören ganz nothwendig zur Charakteristik der Pflanze.

*Scirpus laeustris*. Im Wasser hat diese Pflanze bekanntlich lange, grasähnliche Blätter, die ihr ein ganz anderes Aussehen geben — keiner der Verfasser sagt auch nur ein Wort davon!

*Sagittaria*. Für Beek hat diese Pflanze „Wurzeln, die oft tonnenförmige gestielte Brutknollen bilden.“ Bekanntlich überwintert aber die Pflanze durch Rhizomknollen, wie Buchenau natürlich richtig angibt.

*Alism. Plantago*. Die Wasserblätter erwähnt Beekhaus nicht, auffallenderweise auch nicht Buchenau, obwohl dieselben diesem ausgezeichneten Morphologen, dem wir eingehende Arbeiten über Alismaceen verdanken, ja sehr wohl bekannt sind. Die bandförmigen Wasserblätter sind hier allerdings seltener als bei *Sagittaria*, aber um so auffallender ist die submerse Form.

Diese wenigen Beispiele — denen sich andere anfügen liessen — mögen genügen, um zu zeigen, dass die Charakteristik weitverbreiteter einheimischer Pflanzen auch in neuesten Floren nicht immer eine befriedigende ist; eine Berücksichtigung der oben genannten Desiderien würde auch den Umfang der Floren kaum erhöht haben, da mit einigen Worten sich auf die genannten Verhältnisse



hinweisen lässt. Das Verdienstliche der genannten Werke soll dadurch nicht geschmälert werden, namentlich sei auch noch auf die guten Abbildungen bei Beck und Buchenau hingewiesen. Bekanntlich hat die Deutsche botanische Gesellschaft eine Commission für die „Flora von Deutschland“ eingesetzt. Diese scheint aber ihre Aufgabe bis jetzt auf die Veröffentlichung umfangreicher, aber kein allgemeines Interesse bietender Standortsverzeichnisse zu beschränken und die Bearbeitung einer, namentlich auch in Bezug auf Morphologie und Biologie, allen Anforderungen entsprechenden Flora von Deutschland, die auch den Localflora als Quelle und Muster zu dienen hätte, scheint in weite Ferne gerückt. K. Goebel.

## Eingegangene Litteratur.

- Askenasy, E., Ueber einige australische Meeresalgen. S.-A. aus „Flora oder allg. Bot. Zeitung“ 1894, Heft 1.
- Botanical Gazette, Vol. XIX, Nr. 1. January 1894. Contents: Smith, J. D.: Undescribed plants from Guatemala. Pillsbury, J. H.: On the color description of flowers. Mac Millan, C.: Archenema, protonema and metanema. Schneider, A.: Mutualistic symbiosis of algae and bacteria with *Cycas revoluta*. Foerste, A. F.: Botanical notes from Bainbridge, Ga.
- Botanical Magazine, Vol. 7, Nr. 82. Tokyo, Dec. 1893. Contents: S. Ikeno: Absorption of water by leaves. K. Okamura: On the algae from Loo-Choo. K. Sawada: Plants employed in medicine in the Japanese Pharmacopoeia. J. Tashiro: Plants of Yaeyama and adjacent islands. J. Matsumura: Enumeration of Japanese ferns. K. Saïda: Japanese Camellia. J. Matsumura: Scientific and common names of plants. M. Shirai: Plants collected in the Kyushu.
- Bruns, E., Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Polysaccum*. S.-A. aus „Flora oder allg. Bot. Zeitung“ 1894, Heft 1.
- Burkill, J. H. and J. C. Willis, Botanical notes from North Cardiganshire. Reprinted from the „Journal of Botany“ for January 1894.
- — Notes on the plants distributed by the Cambridge dust-carts. Extracted from the Proceedings of the Cambridge Philosophical Society. Vol. VIII, Pt. II.
- — North Cardiganshire plants. Ibid. February 1894.
- Coville, F. V., A report on the botany of the expedition sent out in 1891 by the U. S. Department of agriculture to make a biological survey of the region of Death Valley, California. Contributions from The U. S. National Herbarium. Vol. IV. 1893. Washington.
- Crato, E., Morphologische und mikrochemische Untersuchungen über die Physoden. Inaug.-Diss. Kiel 1893.
- — Ueber die Hansteen'schen Fucosankörner. S.-A. aus d. Ber. der Deutschen Bot. Gesellschaft. Jahrg. 1893, Bd. XI, Heft 3.
- Elfving, Fr., Zur Kenntniss der pflanzlichen Irritabilität. S.-A. aus Oefversigt af Finska Vet.-Soc. Förhandlingar. Häft XXXVI.
- Emmerig, A., Erklärung der gebräuchlichsten fremden Pflanzennamen. Donauwörth. Verl. v. L. Auer. 1894.
- Farmer, J. B., On the relations of the nucleus to spore-formation in certain Liver-worts. From the Proceedings of the Royal Society, Vol. 54.
- Forstlich-naturwissenschaftliche Zeitschrift, III. Jahrgang, Heft 2. Inhalt: Hartig, R., Untersuchungen über die Entstehung und die Eigenschaften des Eichenholzes (Fortsetzung). Wörnle, P., Anatomische Untersuchung der durch Gymnosporangiumarten hervorgerufenen Missbildungen.
- Fritsch, C., Das Auftreten von *Cuscuta suaveolens* Sér. in Niederösterreich. S.-A. a. d. Sitzungsber. d. k. k. zoolog.-bot. Gesellsch. in Wien. Bd. XLIII. 1893.
- — Ueber *Salix oppositifolia* Host und über Weiden mit gegenständigen Blättern im Allgemeinen.
- — Ueber einige *Licania*arten. S.-A. aus der „Oesterr. bot. Zeitschr.“ Jahrgang 1894, Nr. 1.

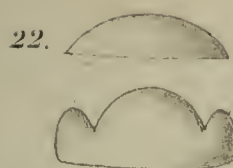
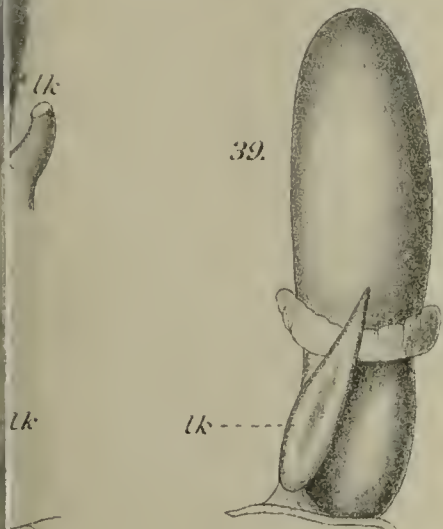
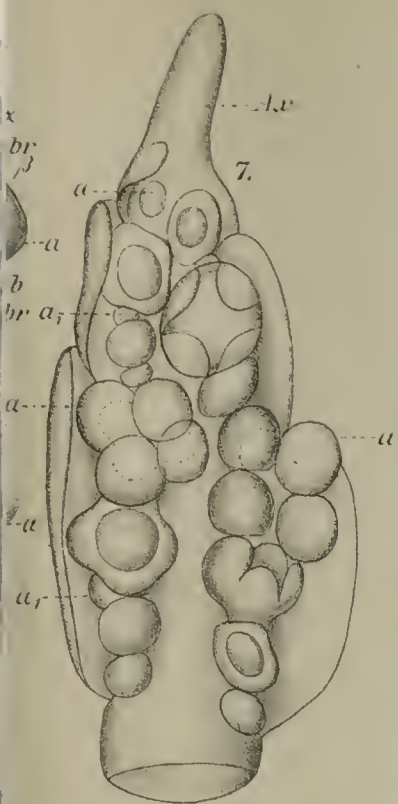
- Jack, J. B., *Stephaniella paraphyllina* Jack nov. gen. *Hepaticarum*. S.-A. aus „Hedwigia“. Bd. XXXIII. 1894.
- Jönsson, B., Jakttagelser öfver ljusets betydelse för fröns groning. Särtryck af Kongl. Fysiografiska Sällskapets Handlingar. Lund. 1893.
- — Studier öfver algparasitism hos Gnnnera. L. Bot. Not. 1894.
- Karsten, G., Ueber Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei *Psilotum triquetrum*. S.-A. aus d. Ber. der Deutschen bot. Gesellschaft. Jahrgang 1893. Bd. XI, Heft 10.
- Kieffer, Comptes rendus analytiques sur la Monographie des Globulaires de Mr. E. Heckel. Marseille 1894.
- Klemm, P., Ueber *Caulerpa prolifera*. Ein Beitrag zur Erforschung der Form- und Richtkräfte in Pflanzen. S.-A. aus „Flora oder Allg. Bot. Zeitung“ 1893, Heft 5.
- — Ueber die Regenerationsvorgänge bei den Siphonaceen. Ein Beitrag zur Erkenntnis der Mechanik der Protoplasmabewegungen. Ibid. 1894. Heft 1.
- Koch, A., Jahresbericht über die Fortschritte in der Lehre von den Gährungsorganismen. 3. Jahrg. 1892. Verl. von H. Bruhn, Braunschweig 1893.
- Meissner, R., Beiträge zur Kenntniss der Assimilationsthätigkeit der Blätter. Inaug.-Diss. Bonn, 1894.
- Mez, C., Bromeliaceae I. II. III. Martii Flora Brasiliensis Fasc. CX, CXII, CXV.
- Minnesota Botanical Studies, Contents: Mac Millan, On the occurrence of sphagnum atolls in central Minnesota. Sheldon, E. P., Some extensions of plant ranges. — On the nomenclature of some North American species of *Astragalus*. Tilden, J. E., List of fresh water Algae collected in Minnesota during 1893. Mac Dougal, D. T., On the poisonous influence of *Cypripedium spectabile* and *Cypripedium pubescens*.
- Miyoshi, M., Ueber Reizbewegungen der Pollenschläuche. S.-A. aus „Flora oder Allg. Bot. Zeitung“ 1894, Heft 1.
- — Ueber Chemotropismus der Pilze. S.-A. aus der Bot. Zeitung 1894, Heft 1.
- Osenbrüg, Th., Ueber die Entwicklung des Samens der *Areca Catechu* L. und die Bedeutung der Ruminationen. Inaug.-Diss. Marburg 1894.
- Reiche, K., Ueber polster- und deckenförmig wachsende Pflanzen. S.-A. aus den „Verhandlungen des deutschen wissenschaftl. Vereins zu Santiago“ 1893. II. Bd., 5. u. 6. Heft.
- Roell, J., Nordamerikanische Laubmoose, Torfmoose u. Lebermoose. S.-A. aus „Hedwigia“ 1893, Heft 4.
- Scherffel, A., Ueber eine Verbesserung der J. af Klereker'schen Vorrichtung zum Cultiviren lebender Organismen unter dem Mikroskop. S.-A. aus d. Zeitschrift für wissenschaftl. Mikroskopie u. für mikrosk. Technik. Bd. X. 1893.
- Schimper, A. F. W., Die Gebirgswälder Javas. S.-A. aus der forstlich-naturw. Zeitschrift. Jahrgang II. 1893.
- Tokutaro, Ito, A memorial work, chiefly on botany and zoology: in commemoration of the ninetieth anniversary of Keisuko Ito. Nagoya, Japan 1893.
- — Revision of the Japanese species of *Pedicularis* L.
- — Note on the Burmanniaceae of Japan.
- Verslag omtrent den staat van 'S Lands Plantentuin te Buitenzorg over het jaar 1892. Batavia 1894.
- Wilhelm, C., Prof. Dr. Josef Boehm. Aus d. Verh. der k. k. zoologisch-bot. Gesellschaft in Wien. Jahrg. 1893.
- Willis, J. C. and J. H. Burkill, Observations on the flora of the Pollard willows near Cambridge. Extracted from the Proceedings of the Cambridge Philosophical Society, Vol. VIII, Pt. II. 1893.
- Zahlbruckner, A., *Pannaria austriaca* n. sp. Annalen des k. k. naturhistorischen Hofmuseums. Bd. VIII, Heft 3 u. 4.
- Zimmermann, A., Beiträge zur Morphologie u. Physiologie der Pflanzenzelle. Heft III (Schluss von Band I). Tübingen, Verl. v. H. Laupp.







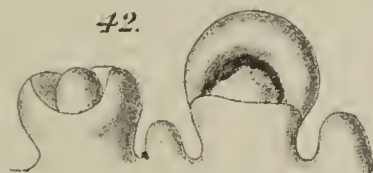
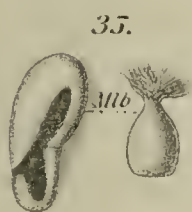
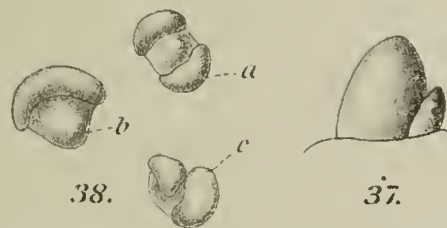
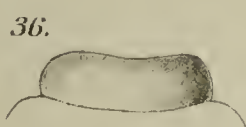
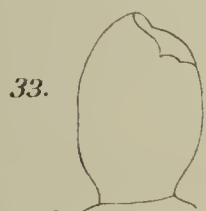
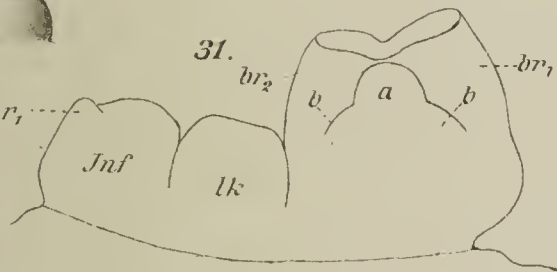
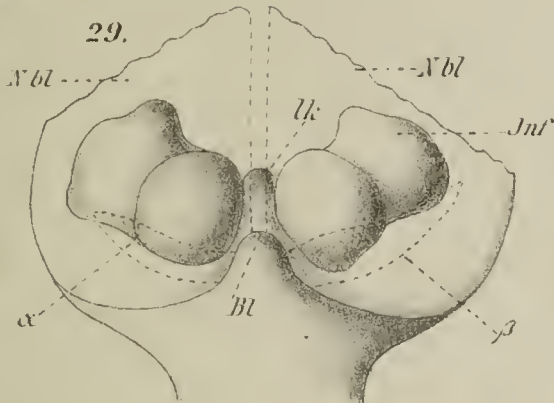
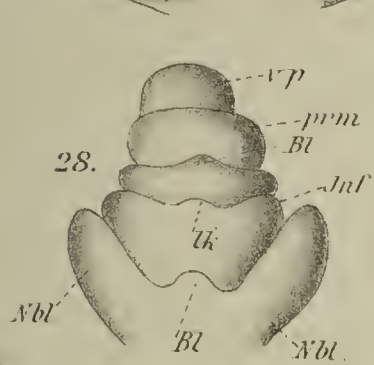


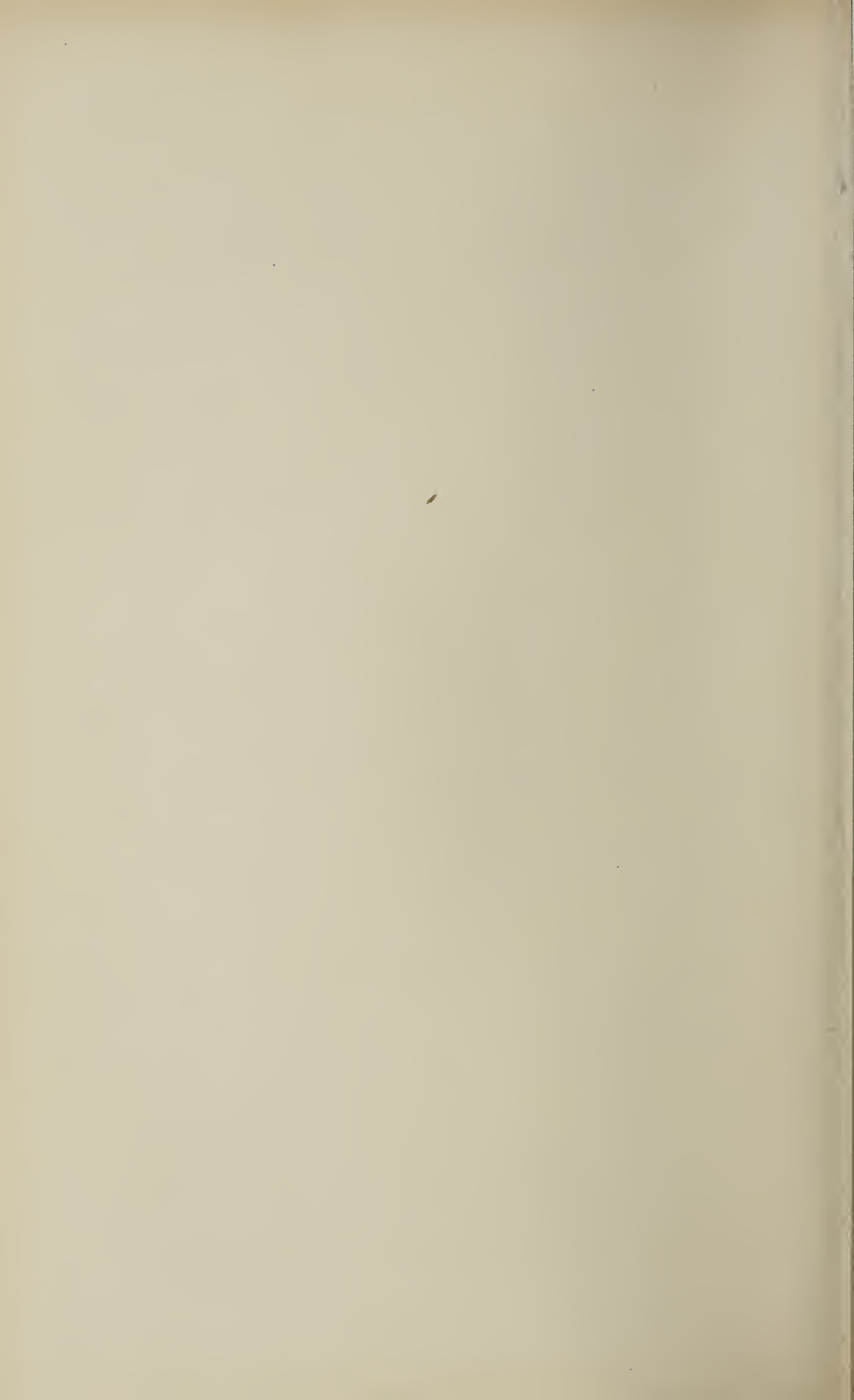


23.

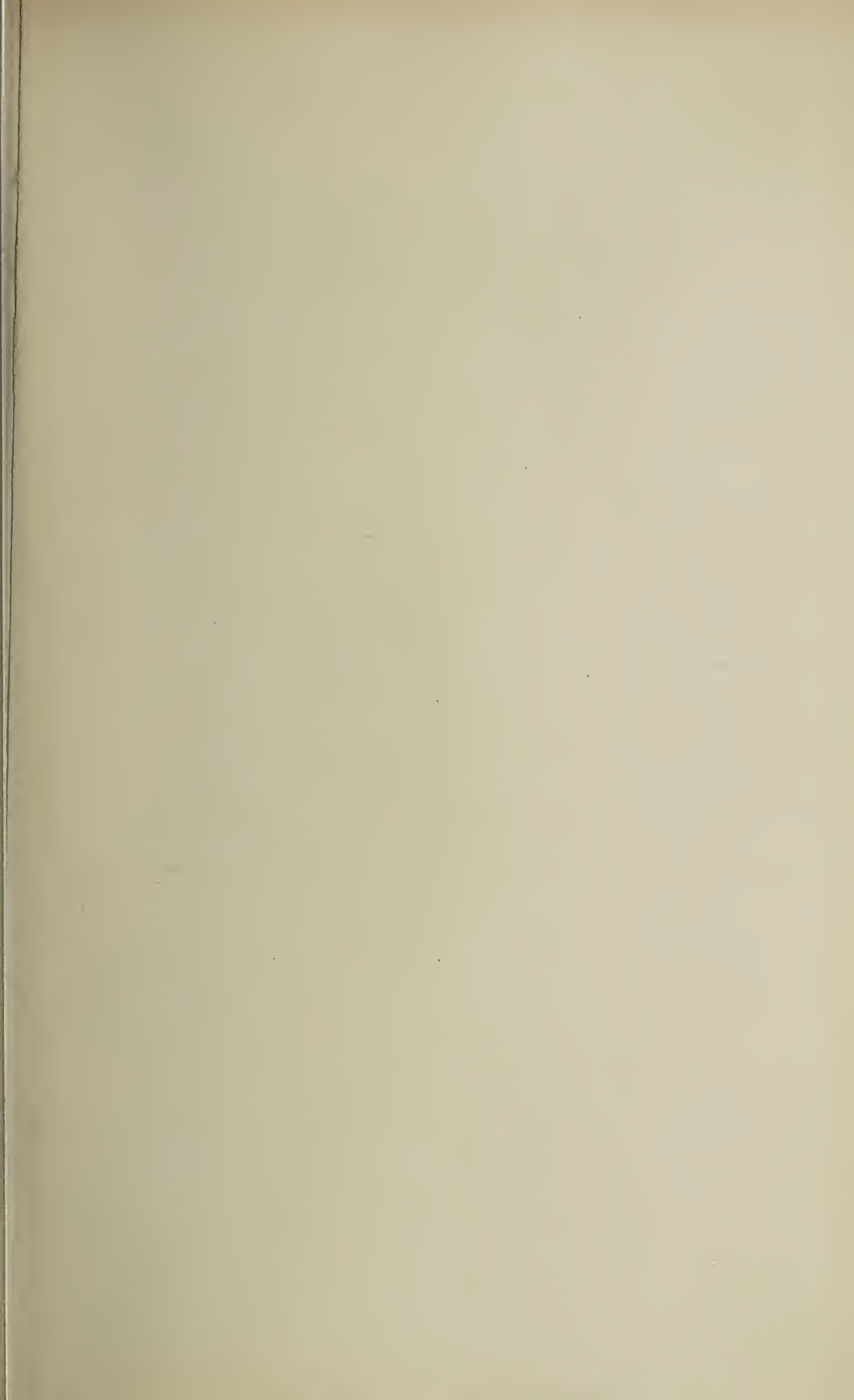


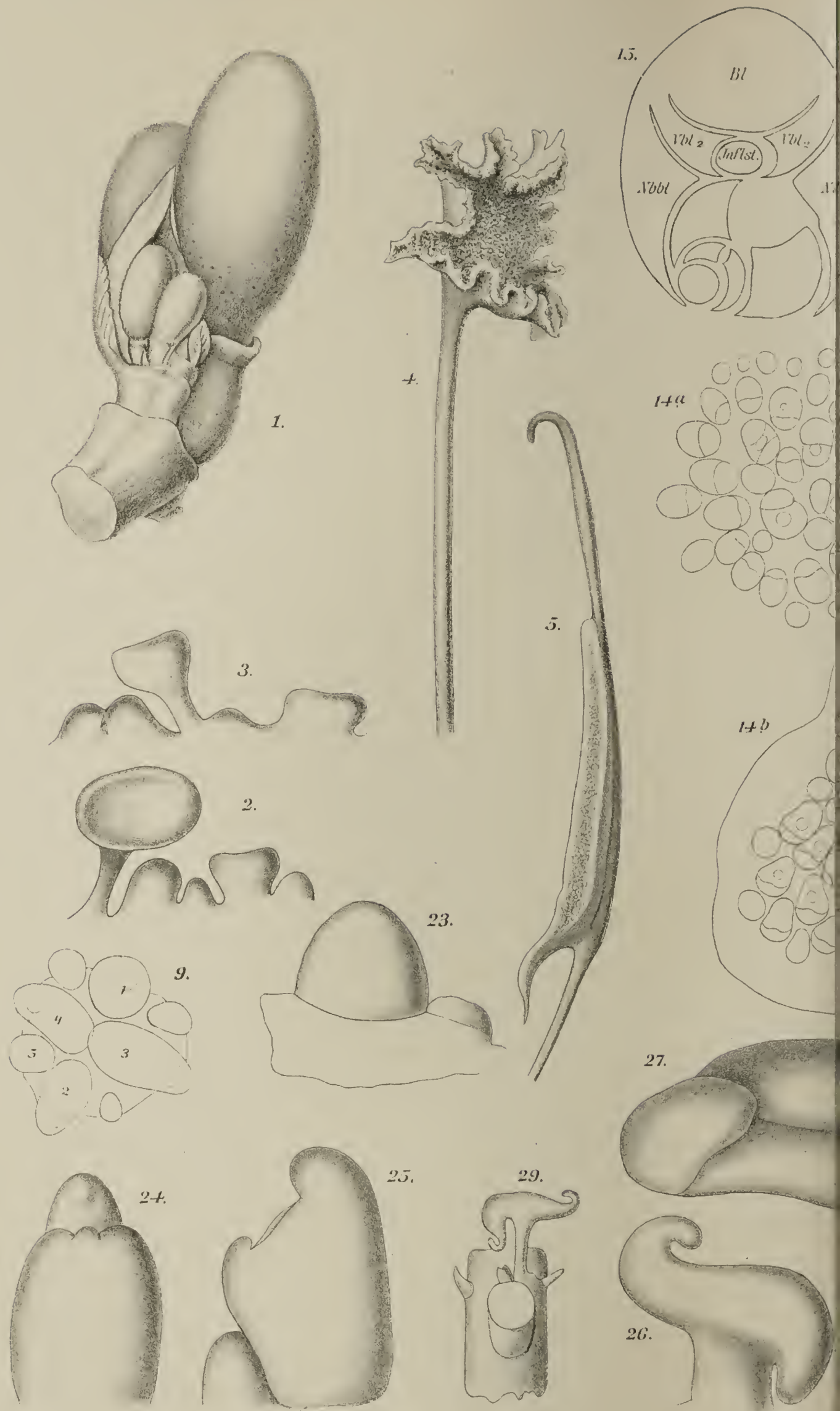
24.



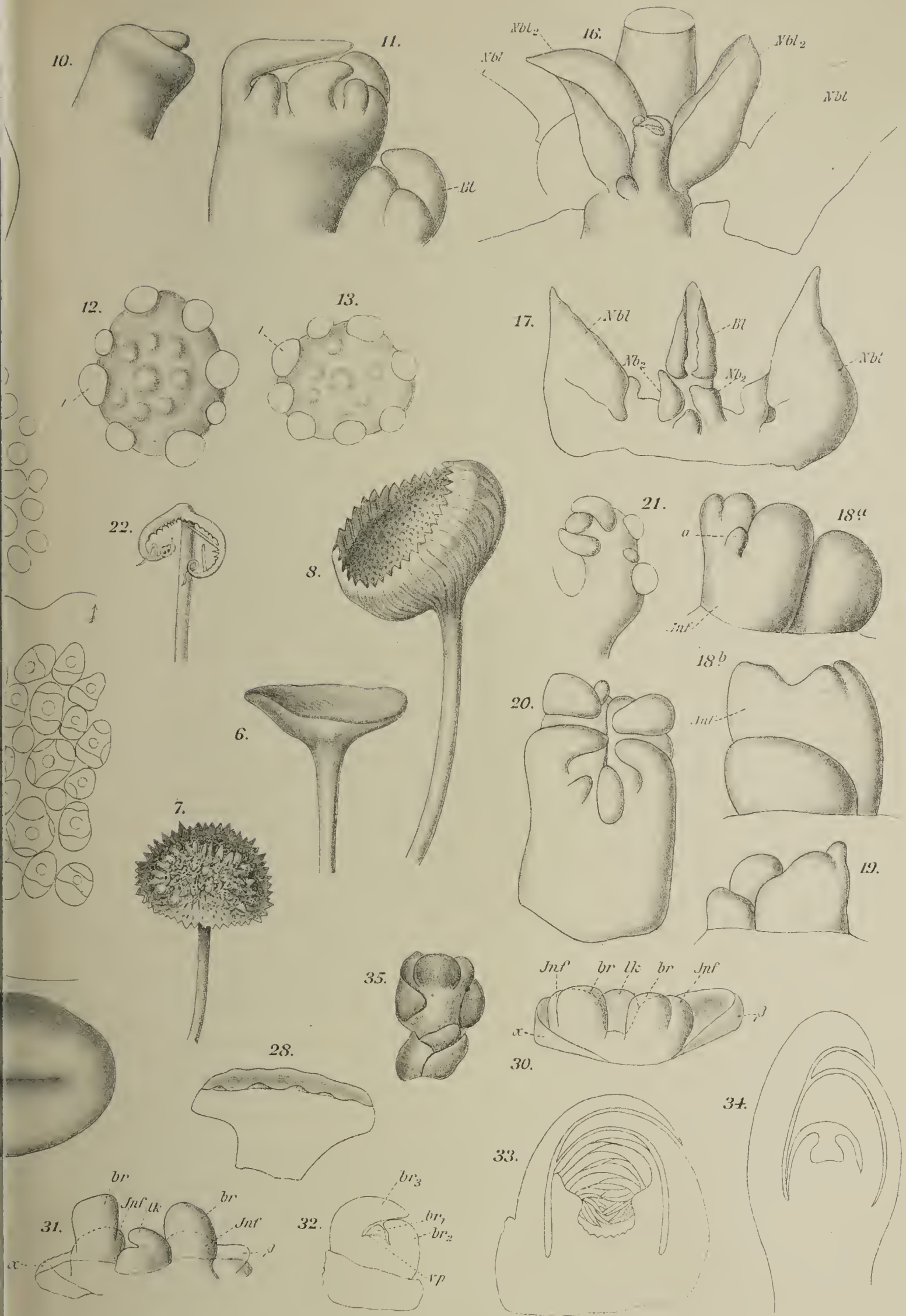


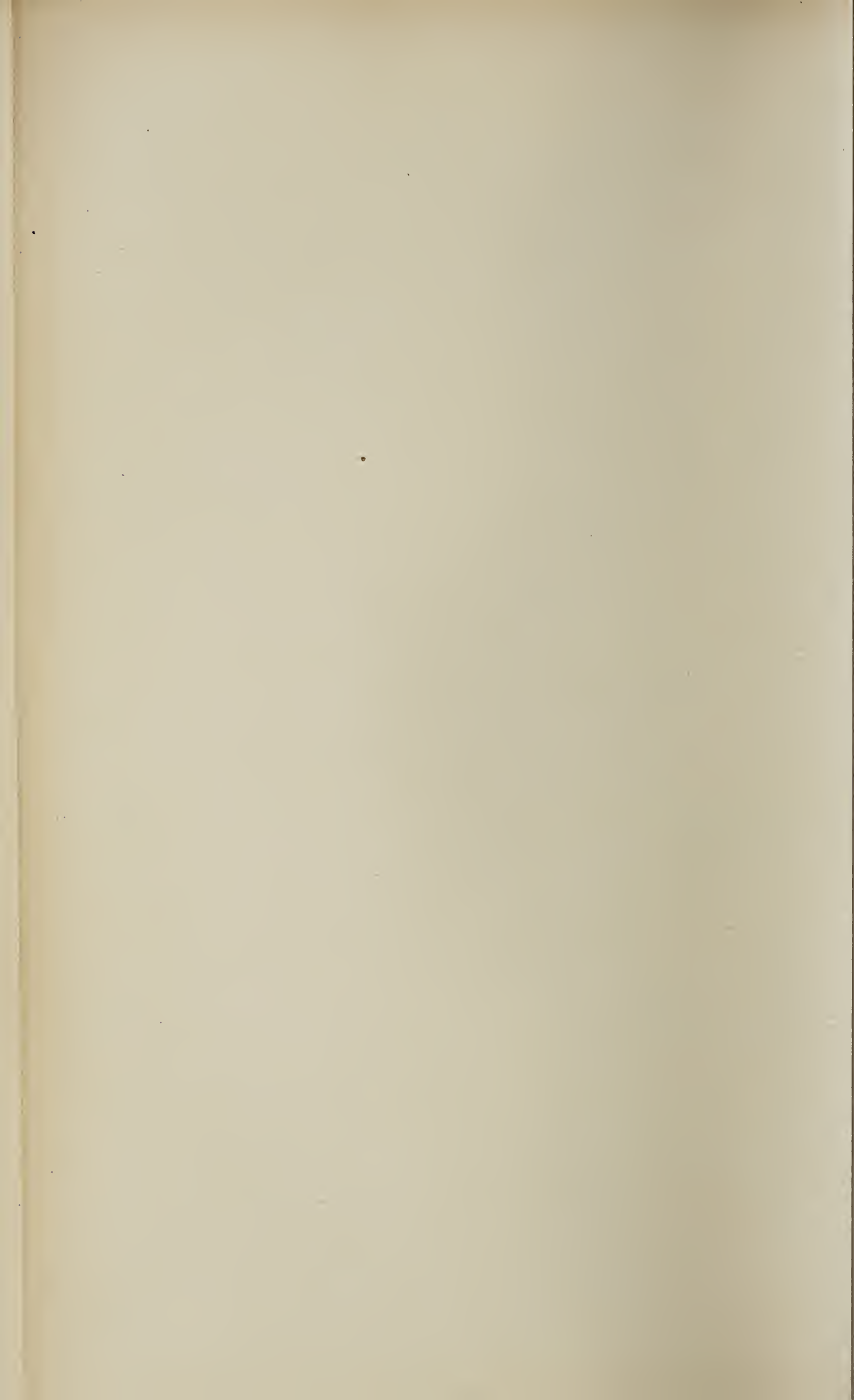






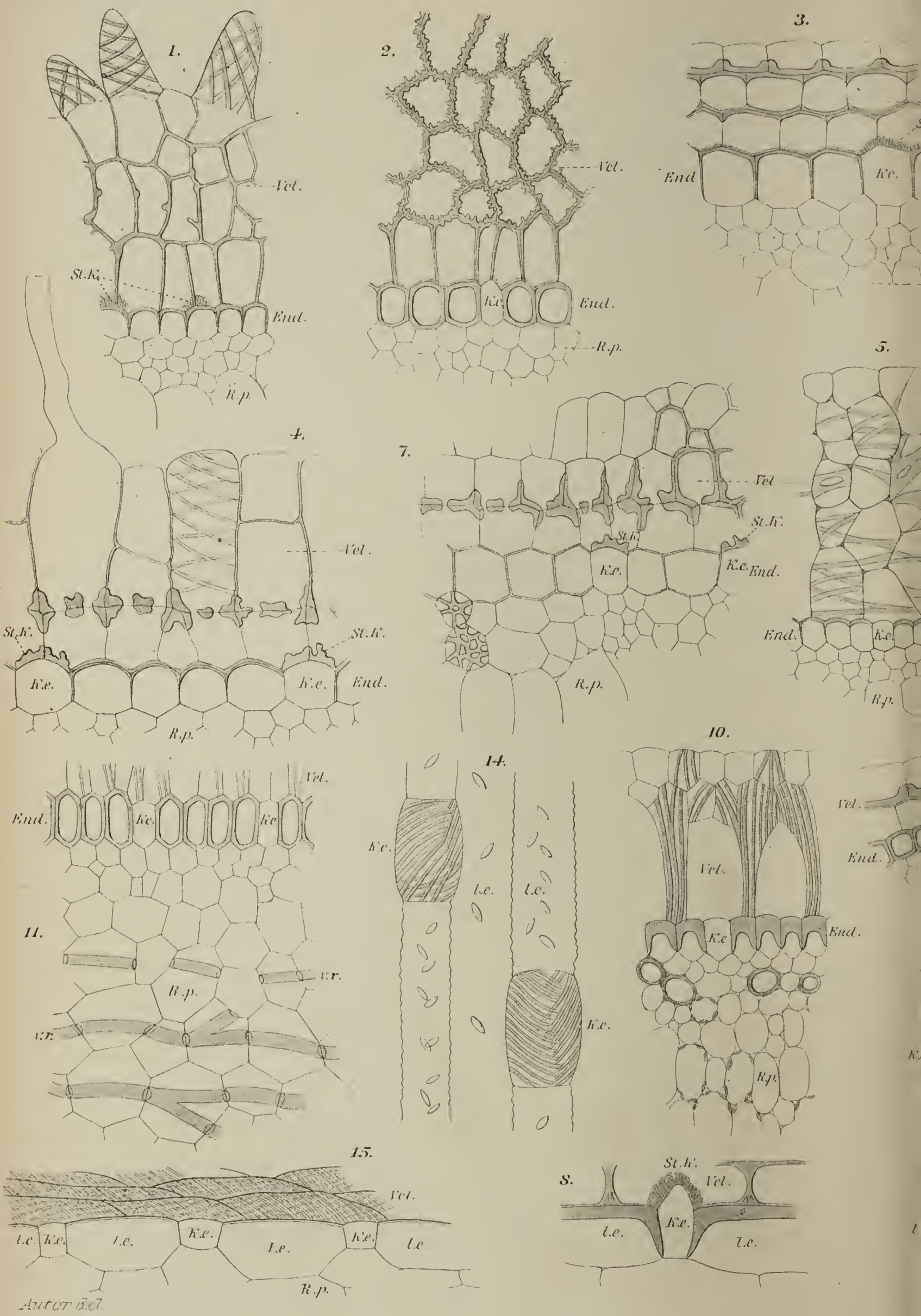




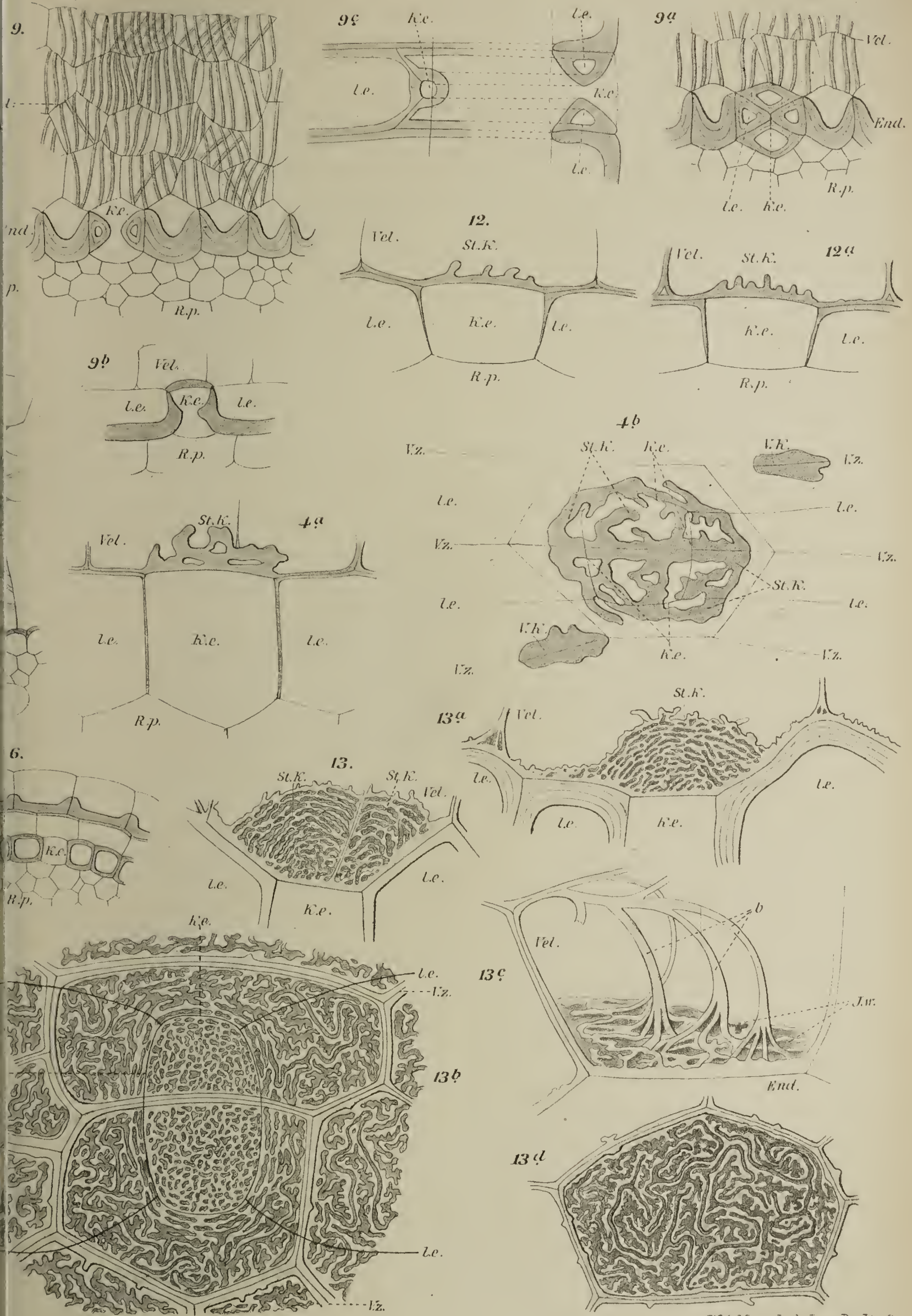


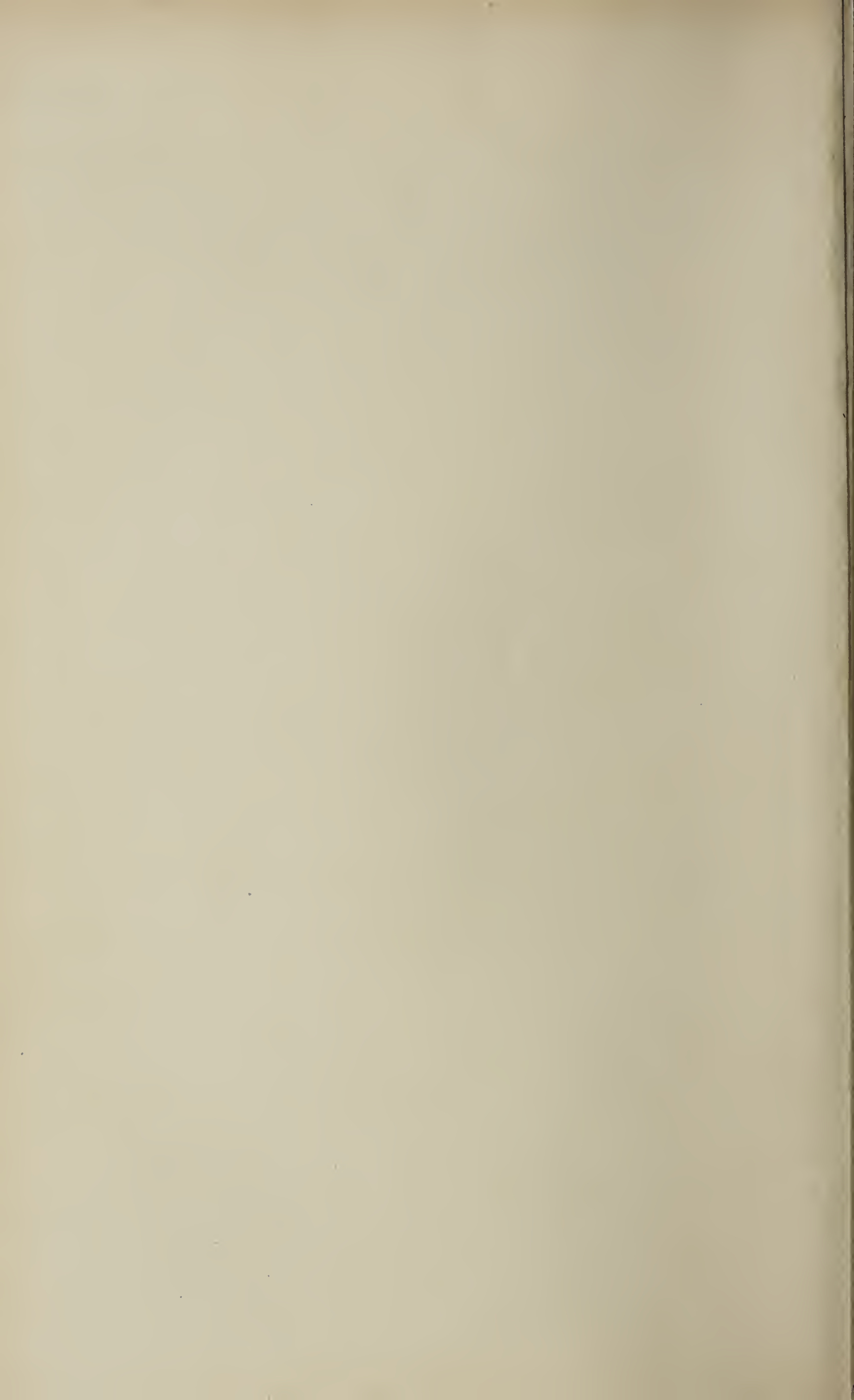














## Physiologische Notizen.

Von  
Julius Sachs.

### VIII.

#### Mechanomorphosen und Phylogenie.

(Ein Beitrag zur physiologischen Morphologie).

##### § 1.

Der Gedanke, den ich im Folgenden klarzulegen suche, dürfte besser hervortreten, wenn ich zunächst meine Ansicht über das Verhältniss der Descendenztheorie zur Selectionslehre darlege.

Es ist ein noch immer weit verbreiteter Irrthum, als ob beide gleichbedeutend wären und indem der Darwinismus mehr und mehr populär zu werden beginnt, wird die Descendenztheorie als eine selbstverständliche Consequenz der Selectionslehre behandelt; im Grunde war das allerdings auch Darwin's Meinung.

Es ist nun schon von verschiedenen Seiten ausgesprochen worden und muss hier mit besonderem Nachdruck betont werden, dass dies ein Irrthum ist. Die Descendenztheorie und die Selectionslehre sind wesentlich verschieden und sogar bis zu einem hohen Grade unabhängig von einander.

Das eine haben sie gemein; beide anerkennen die Veränderlichkeit der organischen Formen neben ihrer Erblichkeit.

Der Begründer der Selectionslehre kam zu dieser Folgerung vorwiegend durch die Erfahrungen der Thierzucht und Pflanzenkultur, die so alt sind, wie die Anfänge der menschlichen Kultur selbst. Die Descendenztheorie dagegen ist das Produkt morphologischer Forschung, die kaum ein Jahrhundert alt ist und in ihrer hohen wissenschaftlichen Bedeutung erst in den letzten 4—5 Decennien erkannt wurde.

Indem die Selectionslehre sich auf die Ergebnisse der Züchtung (im weitesten Sinne) stützt und selbst mit experimentellen Methoden

arbeitet, ist für sie die Veränderlichkeit der organischen Formen Gegenstand directer Erfahrung und physiologischen Denkens. — Die Descendenztheorie dagegen, indem sie die Ergebnisse der morphologischen Formenvergleichung zusammenfasst, kann im Allgemeinen nicht oder nur in sehr beschränktem Maasse experimentell vorgehen; sie ist von vornherein auf Schlussfolgerungen angewiesen, deren Richtigkeit sie allerdings mannigfach, vor allem durch die Paläontologie und die ontologische Entwicklungsgeschichte prüfen kann.

Das Ziel beider Theorien ist dasselbe, nämlich die Erklärung des inneren Zusammenhanges der organischen Formen, d. h. ihrer Verwandtschaft von den einfachsten bis zu den höchstorganisirten, von den geologisch ältesten bis zu denen unserer Zeit.

Aber wie stellen sich beide zu der gewünschten Lösung der gewaltigen Aufgabe, zur Erreichung eines so fernen Zieles?

Indem die Selectionslehre von den Veränderungen ausgeht, welche die kultivirten Species durch Veränderung ihrer Lebensweise, des Klimas, durch ihr Zusammenleben und den daraus entspringenden „Kampf ums Dasein“ erfahren, kommt sie zu dem Schluss, dass nur die mit nützlicheren Einrichtungen versehenen Varietäten ausdauern und dass auf diesem Wege die „Zweckmässigkeit“ zu erklären sei. Bis zu einem gewissen Grade gelingt es ihr so, eine Reihe wichtiger Fragen zu beantworten. — Indem sie es aber versucht, auf diese Weise das Hauptziel zu erreichen, die Gesammtheit aller organischen Formen in den mannigfaltigsten Abstufungen ihrer morphologischen Verwandtschaften und Divergenzen zu erklären, zeigt sich ihre Unzulänglichkeit. Die auf dem Kampf ums Dasein gegründete Selection kann wohl die nützlichen, zweckmässigen, adaptiven Eigenschaften nahe verwandter, nach gleichem morphologischem Typus gebauter Formen erklären (und auch dies meist nur hypothetisch); aber sie ist nicht im Stande, Rechenschaft davon zu geben, wie auf diese Art die artenreichen Typen selbst, die grossen Hauptabtheilungen des natürlichen Systems, die Klassen, Ordnungen, Familien oder allgemein die phylogenetischen Gruppen, entstanden sind.

Statt unfruchtbarer Erklärungsversuche auf Grund der Selection ist es gewiss besser, und entspricht mehr dem Ernst der Sache und der erprobten Methode echter Naturforschung, zu sagen, wir wissen nicht, wie die grossen phylogenetischen Gruppen entstanden sind und aus einfachen Anfangsformen sich zu hochdifferenzirten fortgebildet haben. Die Selectionslehre sagt uns nichts darüber, wie, auf welche Weise, aus den einfachsten kleinsten Formen der Moose die



höchstorganisirten und grössten — wie aus den kleinsten, einfachsten Formen der Farne die höchstorganisirten grossen — wie überhaupt aus den hypothetischen Urformen der Archegoniaten die Moose, Farne, Equiseten, Lycopodinen, aus den drei letzteren wohl die Cycadeen und Coniferen entstanden sein mögen. — Die Nützlichkeit der Organisationsverhältnisse gibt uns keine Erklärung der Thatsache des natürlichen Systems mit seinen grossen Verwandtschaftsgruppen und den innerhalb derselben abgestuften Verwandtschaftsgraden und divergirenden Reihen.

Wer sich durch eingehende Studien ein klares Bild davon verschafft hat, wie sich morphologisch die heterosporischen Gefässkryptogamen an die homoeosporischen anschliessen, wie die Heterosporie wiederholt (als Parallelbildung) in verschiedenen Gruppen mit verschiedenen morphologischen Charakteren auftritt (Marsilien, Salvinien, Isoëten, Selaginellen, Cycadeen, Coniferen), wird doch wohl ohne Voreingenommenheit nicht auf den Gedanken kommen, dass dergleichen morphologische Beziehungen aus dem Kampf ums Dasein und der Nützlichkeit wegen entstanden sein könnten.<sup>1)</sup>

Die Selectionslehre hat es, soweit sie sich auf Thatsachen und nicht auf ungerechtfertigte Verallgemeinerung derselben beruft, mit den engsten Verwandtschaftsgruppen zu thun und kann es auf diesem Terrain versuchen, physiologische und biologische Erklärungen zu geben.

Die Descendenztheorie kann das nicht; sie stützt sich nur auf die Vergleichung der Formen, aber diese umfasst das gesammte Reich der organischen Natur; ihr Wesen und Charakter tritt am deutlichsten hervor bei der genauen Betrachtung der grössten Gruppen. Das natürliche System als Bild der Phylogenese ist ja noch nicht fertig, zumal die sog. Thallophyten (die für die Phylogenie interessanteste Abtheilung) warten noch der ordnenden Hand; aber für unseren hier verfolgten Zweck ist das gleichgiltig; es genügt zu wissen, dass z. B. die Florideen, die Phaeophyceen, Characeen, die Archegoniaten, Monocotylen, Dicotylen phylogenetische Gruppen sind, deren jede ihren rein morphologischen Charakter, ihr Entwicklungsschema auch im ontogenetischen Sinne besitzt.

---

1) Das ist auch der Grundgedanke Nägeli's in seiner 1865 erschienenen Schrift: „Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art.“ — Ich habe schon in der 1. Aufl. meines Lehrbuches 1868 darauf hingewiesen, dass es sich bei Nägeli's sehr begründetem Widerspruche gegen Darwin vorwiegend um die Würdigung der Morphologie der grossen systematischen Gruppen handelt.

Und wer dieses Letztere kennt, wird zugeben, dass es mit den Hilfsmitteln der Selectionslehre nicht causal zu verstehen ist.

Sind aber die phylogenetischen, rein morphologisch charakterisirten Gruppen überhaupt zu verstehen, d. h. auf Grund physiologischer, chemischer, physikalischer, mechanischer „Gesetze“ erklärbar? — Ich wenigstens muss diese Frage entschieden verneinen. Das Einzige, was uns übrig bleibt, ist, diese Gruppierungen des natürlichen Systems in ein möglichst klares, ausschliesslich auf Formvergleichung gegründetes Bild (das natürliche System) zusammenzufassen und dann zu untersuchen, was sich aus der Anschauung dieses Bildes lernen lässt. Ein Versuch dazu soll in dieser Notiz gemacht werden. Wenn ich mich dabei vorwiegend auf die grossen Züge des Bildes, auf die grössten phylogenetischen Gruppen des natürlichen Systems beziehe, so geschieht es desshalb, weil dabei die rein morphologischen Charaktere <sup>1)</sup> klarer, schematisch einfacher hervortreten, als bei den kleinen Gruppen, den Familien, Gattungen, Species, Varietäten. Dieses Verfahren halte ich überhaupt für fruchtbarer, als die beständige Herbeiziehung der Species; was ein Moos, ein Farn, eine Cycadee u. s. w. ist, darüber kann kein Zweifel sein; die „Art“, die „Species“ dagegen war von jeher ein unbestimmter Begriff; dass es so ist, geht aus der Thatsache hervor, dass die Vertreter der Selectionslehre mit den echten Systematikern sich keineswegs darüber einigen können, ob gewisse Kulturformen als Species zu betrachten seien.

Die Darlegung dessen, was ich über Mechanomorphosen zu sagen habe, würde daher an Klarheit verlieren, wenn ich meine Beispiele in den kleinsten Verwandtschaftskreisen bei den Species suchte, statt in den grossen und grösseren phylogenetischen Gruppen. Goebel hat in seinen „Schilderungen“ eine Reihe biologischer Gruppen dargestellt und ihre Adaptationen untersucht. Dabei kommt auch das zum Ausdruck, was ich im Folgenden unter Mechanomorphosen verstehe. Aber der Schwerpunkt seiner Untersuchungen liegt in dem Nachweis der rein morphologischen Momente, aus welchen die Phylogenese der biologischen Gruppen zu erkennen ist. Seine Darstellung

1) Um nur ein einziges Beispiel zu nennen, erinnere ich an die Formen der Sporangien und der Nervatur der Blätter, den Bau und Verlauf der Gefässbündel im Stamm, die Art des Generationswechsels der Farne; das sind morphologische Thatsachen, deren Entstehung doch wohl niemand durch Selection erklären kann; in ihnen liegt aber der phylogenetische Charakter der Farngruppe. — Dass die Sporen aller Moose und Archegoniaten durch Viertheilung entstehen, was auch für die Mikrosporen der Angiospermen gilt, ist doch wohl auch eine Thatsache, die mit der Selection und Anpassung nichts zu thun hat.



der Succulenten z. B., und speciell der Cacteen, zeigt, wie schwierig es ist, hinter den Adaptationen, mit denen es die Selectionslehre zu thun hat, auch die morphologischen, phylogenetischen Charaktere herauszufinden. — Derartige Beispiele wären für meine Darstellung der Mechanomorphosen sehr lehrreich; da ich aber bei der hier gebotenen Kürze nur solche Mechanomorphosen vorführen will, die sozusagen das gesamte Pflanzenreich beherrschen, so halte ich mich auch aus diesem Grunde bei der Anführung von Beispielen an die grossen phylogenetischen Gruppen, deren morphologische Charaktere ich als allgemein bekannt voraussetzen darf.

Zum Verständniss dessen, was ich unter Mechanomorphosen verstehe, ist es nöthig, noch auf einen Punkt hinzuweisen, der zugleich für die richtige Auffassung des natürlichen Systems oder der Phylogenetik wichtig ist. Ich meine die Selbstständigkeit oder Isolirung der grossen phylogenetischen Gruppen, wie sie uns beispielsweise in den Phaeophyceen, Rhodophyceen, Siphoneen, Archegoniaten (von den Moosen hinauf bis den Gymnospermen), Mono- und Dicotylen vorliegen. Von jeder dieser Gruppen darf man annehmen, dass sie mit sehr einfachen und sehr kleinen Formen angefangen und dann sich zu hochdifferenzirten emporgeschwungen hat. Aber jede Gruppe befolgte dabei ihr besonderes Gestaltungsgesetz, welches ursprünglich schon durch die innere Natur der kleinsten und einfachsten Urformen gegeben war, etwa so, wie in der Mathematik aus dem Gesetz eine „Reihe“ die Glieder derselben abgeleitet werden, oder wie aus einer einfachen Krystallform sich sehr zahlreiche complicirtere ableiten lassen; ein Vergleich, der eben nur den für sich selbständigen morphologischen Charakter jeder systematischen oder phylogenetischen Gruppe einigermaßen anschaulich machen soll.

Behält man dies im Gedächtniss, so folgt, dass jede wohlbe gründete phylogenetische Gruppe in sich selbständig sich fortgebildet hat ohne irgendwie von einer anderen Gruppe beeinflusst zu sein. Im strengeren Sinne „verwandt“ sind daher nur die Formen derselben Gruppe unter sich, sie haben mit denen einer anderen Gruppe phylogenetisch nichts gemein; jede morphologische Gruppe ist sozusagen ein Pflanzenreich für sich.

Nimmt man jedoch an, dass die allereinfachsten Urformen aller Gruppen selbst schon aus einer Urform entstanden seien, d. h. dass das ganze Pflanzenreich monophyletisch zu denken sei, so wäre dadurch eine nur unbedeutende Einschränkung gegeben; denn auch in diesem Falle mussten aus der ersten Urform Organismen von äusserster Ein-

fachheit und Kleinheit hervorgehen, von denen jeder einzelne das Bildungsgesetz einer phylogenetischen Gruppe in sich enthielt, die sich nun, unbeeinflusst von den anderen, weiter ausbildete, höher differenzierte. — Es ist aber nicht bewiesen, dass es einen monophyletischen Ursprung aller Gruppen, des ganzen Pflanzenreichs gibt und ich halte es auch nicht für wahrscheinlich. Der wahre Sinn dessen, was ich unter Mechanomorphose verstehe, tritt nun erst klar zu Tage, wenn man die selbständige morphologisch-phylogenetische Fortentwicklung jeder Gruppe, ganz unabhängig von allen anderen Gruppen im Auge behält. Dann erscheinen die Mechanomorphosen als physiologisch verursachte Parallelbildungen. Vorläufig nur möchte ich als Beispiel dafür anführen, dass die Blätter mancher Phaeophyceen, mancher Rhodophyceen, aller Moose offenbar nur mechanomorphotische Parallelbildungen der Blätter sind, die wir bei den Prothallioten, Gymnospermen und Angiospermen finden.

Ist dies, wie ich unten zu beweisen gedenke, der Fall, so muss bei den verschiedensten phylogenetischen Gruppen eine rein physiologische, aber ganz allgemein wirksame Ursache mitgewirkt haben, durch deren Thätigkeit, unbekümmert um das phylogenetische Bildungsgesetz der einzelnen Gruppen, doch Blätter entstehen mussten. Die Blattbildung ist also im gesamten Pflanzenreich eine aus Mechanomorphose entstandene Parallelbildung bei verschiedenen phylogenetischen Gruppen. Die Ursache dieser Mechanomorphose liegt aber in der Einwirkung des Lichts auf chlorophyllhaltiges Gewebe, und da solches in allen phylogenetischen Gruppen ursprünglich vorkam, so konnten sich Blätter und blattähnliche Formen bei fortschreitender Differenzierung und Vervollkommnung in allen Gruppen bilden.

Wäre das ganze Pflanzenreich nur eine einzige phylogenetische Reihe, so könnte man annehmen, dass die Blattbildung nur einmal primär stattgefunden habe und dann für alle folgenden Glieder der Entwicklungsreihe erblich geworden sei. Dies ist aber unmöglich, weil das Pflanzenreich keine einheitliche Gruppe ist, sondern aus isolirten Gruppen besteht, deren jede sich selbständig phylogenetisch fortgebildet hat.

Durch die Mechanomorphosen entstehen also weit verbreitete Parallelbildungen in verschiedenen Gruppen; aber auch ohne Mechanomorphosen können auf rein phylogenetischem Wege morphologische Parallelbildungen entstehen. Diese letzteren tragen aber einen ganz anderen Charakter, sie sind rein morphologischer Natur und jedenfalls von physiologischen Einflüssen ursprünglich unabhängig. Als solche



Parallelbildungen, die nicht aus Mechanomorphose entstehen, betrachte ich beispielsweise die verschiedenen Arten der Heterosporie der Prothallioten und Gymnospermen. — Ebenso ist die Samenbildung der Gymnospermen nur eine Parallelbildung mit der Samenerzeugung der Angiospermen, denn die Gymnospermen und Angiospermen haben phylogenetisch nichts gemein und gehören ganz verschiedenen phylogenetischen Gruppen an. Aber die Heterosporie und die Samenbildung sind rein morphologische Erscheinungen, wenigstens ursprünglich, wenn auch später Mechanomorphosen und Adaptationen mit eingewirkt haben.

## § 2.

Eine der allgemeinsten, in allen phylogenetischen Gruppen und unabhängig von dem morphologischen Charakter oder Schema derselben auftretenden Mechanomorphosen wird durch die Thatsache hervorgerufen, die ich als das Princip der rechtswinkligen Schneidung der Zellwände im embryonalen Gewebe beschrieben habe (1878 und 1879)<sup>1)</sup>.

Infolge mehrfacher Missverständnisse, welche meine betreffenden Abhandlungen erfahren haben, muss ich hier jedoch darauf hinweisen, dass es sich keineswegs allein um die rechtwinkelige Schneidung der einzelnen Zellwände oder Theilungsrichtungen einzelner Zellen handelt, sondern vielmehr darum, dass alle Theilungsrichtungen innerhalb eines embryonalen Gewebekörpers sich in 1—2 oder 3 Richtungen einordnen, eine Thatsache, welche ich hier nachträglich noch besonders als das Gesetz der rechtwinkeligen Schneidung der Leitlinien bezeichnen will<sup>2)</sup>. Diese Leitlinien sind die früher von mir aufgestellten Periklinen, Antiklinen und resp. Transversalen und in ihrer Existenz liegt, wie ich glaube, das allgemeinste mechanomorphe Bildungsgesetz der Pflanzenwelt, welches zugleich von den Charakteren der phylogenetischen Gruppen unabhängig ist. — Nach dreimaliger Publikation meiner betreffenden (unten citirten) Abhandlungen darf ich wohl auf diese verweisen und hier nur auf einige Punkte aufmerksam machen.

Wenn auch die rechtwinkelige Schneidung der Leitlinien unter sich bei der späteren Entwicklung durch das individuelle Wachsthum

1) Vergl. Arb. des bot. Instit. in Würzburg Bd II. und meine „Gesammelten Abhandlungen“ Nr. 39 u. 40.

2) Deutlicher als in den genannten Abhandlungen tritt dies in dem betreff. Kapitel meiner „Vorlesungen über Pfl.-Physiol.“ hervor.

der Zellen meist unkenntlich<sup>1)</sup> wird, so macht sie sich doch gerade in denjenigen frühesten Jugendzuständen, in den Vegetationspunkten und jüngsten Organanlagen geltend, auf denen die morphologischen Charaktere der phylogenetischen, grossen Gruppen ganz besonders beruhen und doch sind die phylogenetischen Charaktere unabhängig von den Leitlinien. Noch klarer tritt dies in der Thatsache hervor, dass die Schneidungen der Leitlinien und die dadurch hervorgerufenen Bilder von Zellwandnetzen ganz dieselben bleiben, ob es sich um Haare oder Embryonen, um Vegetationspunkte von Wurzeln oder Sprossen, ob es sich um flache Algen oder Blätter höherer Pflanzen u. s. w. handelt. Maassgebend ist, wie ich zeigte, zunächst nur die äussere Form der Organe; nach dieser richten sich zunächst die periklinen Leitlinien, auf denen dann die antiklinen rechtwinkelig verlaufen und wenn es sich um Theilungen in allen drei Richtungen des Raumes handelt, so treten noch die Transversalen hinzu. Auf alle Fälle wird der von dem Umriss des jungen Organs umgrenzte Raum in ein System von kleinen Kammern (Zellen) zerlegt,<sup>2)</sup> deren Anordnung durch das Gesetz der Leitlinien theoretisch construiert werden kann, wenn noch einzelne weitere Anhaltspunkte gegeben sind, z. B. ob das Wachsthum von innen nach aussen oder umgekehrt zunimmt. Durch das Gesetz der Leitlinien wird der Bau eines jungen Organs oder Gewebekörpers in ähnlicher Weise klar, wie die Struktur eines Krystalls durch die Anordnung seiner Flächen und seiner Axenwinkel.

Unter der Herrschaft von Nägeli's falschem Wachsthumsprincip, wonach das Wachsthum eines Gewebekörpers aus dem der einzelnen Zellen abgeleitet werden sollte, wurden die Zelltheilungen am Vegetationspunkt für eines der fundamentalsten Merkmale der grossen phylogenetischen Gruppen gehalten; es wurde enorme Mühe darauf

---

1) Bei dem nachträglichen Dickenwachsthum, der Thätigkeit des Cambiums der Holzpflanzen machen sich die Leitlinien besonders klar bemerklich; sie werden durch den Verlauf der Jahresringe und Markstrahlen auf dem Querschnitt erkannt; ihre Beziehung zum Wachsthum ist unverkennbar. Diese Beziehung ist aber bei dem Dickenwachsthum der Laminarienstämme und der vorweltlichen Selaginellen (Sigillarien u. s. w.) ebenso deutlich, wie bei dem Holz der Coniferen und Dicotylen. Das ist eines der schönsten Beispiele von Mechanomorphose im Gegensatz zu den phylogenetischen Charakteren der genannten Gruppen, die unter sich gar nicht oder nur ganz entfernt verwandt sind.

2) Und darin liegt die tiefe Begründung dieser Art von Mechanomorphose, weil die Zerlegung der lebendigen Masse in kleine Energiden die Gestaltungsenergie steigert, wie ich in Notiz VI gezeigt habe.



verwendet, zu erfahren, ob eine Scheitelzelle vorhanden sei, ob sie eine, zwei oder drei (selbst vier) Reihen von Segmenten bildet. Aus dem von mir aufgestellten Gesetz der rechtwinkligen Schneidung der Leitlinien lässt sich einfach verstehen, wie in einem Embryo überhaupt eine Scheitelzelle<sup>1)</sup> entstehen kann und wie sie sich segmentirt.

Das alles aber hat mit dem phylogenetischen Charakter, mit der Abstammung der betreffenden Pflanzenform nichts zu thun; es handelt sich dabei vielmehr um ein allgemeines Gesetz, das die Zelltheilung mit dem Wachstum verknüpft, nicht aber um specielle Bildungsgesetze einzelner phylogenetischer Gruppen. Ob ein Vegetationspunkt oder ein aus ihm entspringendes embryonales Organ diese oder jene Form im Quer- und Längsschnitt hat, das hängt von dem phylogenetischen Charakter der betreffenden Pflanze ab; ist diese Form aber einmal gegeben, so folgt daraus, welchen Verlauf die Periklinen, Antiklinen und Transversalen nehmen müssen, gleichgiltig um welche phylogenetische Gruppe und um was für eine Art von Organen es sich handelt.

Die grossen phylogenetischen Gruppen waren durch morphologische Forschungen längst festgestellt, bevor ich das Gesetz der Leitlinien im embryonalen (durch individuelles Wachstum der einzelnen Zellen noch ungestörten) Gewebe festgestellt habe. Dies beweist wohl am besten, dass beide von einander unabhängig sind, d. h. dass die Phylogenese der verschiedenen Gruppen ihrem speciellen Gestaltungsgesetze folgt, während das Gesetz der Leitlinien überall zur Geltung kommt, wo das wachsende Gewebe in kleine Energiden zu zerfallen ist.

Was ich unter dem Ausdruck Mechanomorphose verstehe, dürfte in den vorausgehenden Betrachtungen klar genug hervortreten. Die sog. Zellnetze der Vegetationspunkte, der jüngsten Organe und derjenigen Gebilde, die nach stattgefundener Zelltheilung kein beträchtliches individuelles Wachstum der einzelnen Gewebselemente mehr zeigen (z. B. die scheibenförmigen Coleochaeten, die Flächenansicht der Melobesien, Querschnitte der Hölzer u. s. w.), ferner die Formen der Scheitelzellen, die Theilungen der Eizellen, der Haare u. s. w. Das sind Mechanomorphosen im Gegensatz zu den phylogenetisch entstandenen morphologischen Charakteren der Klassen, Ordnungen u. s. w.

Wer die morphologischen Forschungen der 50er und 60er Jahre noch mit erlebt und mitgemacht hat, wird sich erinnern, dass man

1) Vergl. meine „Vorlesungen“ II. Auflage p. 443.

damals und später gerade das Studium der Zellwandnetze embryonaler Gebilde für die wichtigste Aufgabe der morphologischen Forschung hielt, was sie in gewissem Sinne auch jetzt noch sind; seit ich das Gesetz der Leitlinien festgestellt habe, hat das Interesse für diese Forschungen erheblich abgenommen, offenbar, weil man nunmehr den Werth der Zellenanordnung und ihrer allgemeinen Beziehung zum Wachsthum der Energiden unterschätzte, nachdem sie ihre Bedeutung für die Feststellung der systematischen (phylogenetischen) Gruppen verloren hatte. Aber ihr Werth als Mechanomorphosen ist auch etwas, namentlich wenn man beachtet, dass die Zellenanordnung und ihr Gesetz eine Thatsache ist, die sich aus Nützlichkeitsgründen, aus Adaptation und Correlation nicht erklären lässt, also einen eclatanten Beweis gegen die Selection als Gestaltungsprincip darstellt; allerdings auch gegen Nägeli's Vervollkommnungstheorie, die ihre Anwendung nur auf die phylogenetischen speciellen Gestaltungsgesetze findet, während die Mechanomorphose der Zellenanordnung ein allgemeines Gesetz der Energidenbildung darstellt.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich auch noch bemerken, dass der Ausdruck Mechanomorphose vielleicht als ein Mittel zu gegenseitiger Verständigung, also als eine Bereicherung der wissenschaftlichen Nomenklatur gelten dürfte. Man kann nunmehr einfach sagen, die Zellwandnetze sind das Resultat einer Mechanomorphose, die durch das Gesetz der Leitlinien gegeben ist, aber mit der Phylogenie nichts oder nur mittelbar zu thun hat. Und in ähnlicher Art wird man sich betreffs der weiter darzustellenden Mechanomorphosen ausdrücken können. Auch ist es ein deutlicher und kurzer Ausdruck, sagen zu können, die Mechanomorphosen haben einen morphologischen Werth für die genaue Kenntniss der embryonalen Organe, aber sie sind nicht die Ursache der phylogenetischen Verwandtschaften.

### § 3.

Einen zweiten Fall von Mechanomorphose sehe ich in der Wirkung der specifischen Grösse der Organismen auf ihre innere Struktur und äussere Gliederung, über welche ich mich in der VI. dieser Notizen (Flora 1893) ausführlicher ausgesprochen habe.

Zu den interessantesten Charakterzügen aller, besonders aber der grossen, phylogenetischen Gruppen gehört es, dass ihre sehr einfach gebauten, wenig differenzirten Urformen sehr klein sind und dass in dem Maasse, wie die Grösse der zugehörigen Species sich steigert,



auch die Differenzirung oder Vollkommenheit der Struktur und der äusseren Gliederung zunimmt. Man vergleiche in dieser Beziehung nur die kleinsten und einfachst organisirten Moose (*Archidium*, *Buxbaumia*) mit den grössten und höchstorganisirten (*Polytrichum* u. a.); ebenso die winzigkleinen Farne in der Gattung *Trichomanes* mit den Baumfarnen oder selbst den Gattungsgliedern jener, die sehr beträchtliche Grössen und hohe Differenzirung erreichen; vielleicht noch auffallender macht sich diese Beziehung von „Grösse und Form“ geltend, wenn man bedenkt, dass das kleine, einfache Pflänzchen von *Phylloglossum* und die phylogenetische Gruppe der Lycopodinen gehört, deren höchst organisirte Formen in den vorweltlichen *Sigillarien* und den jetzt lebenden Tannen und Kiefern zu finden sind. Diese Vergleiche betreffen die Gruppe der Archegoniaten. — Ganz denselben Sinn hat es, wenn man beachtet, wie in der Gruppe der *Phaeophyceen* die einfachen kleinen *Ectocarpen* mit dem riesengrossen und hochdifferenzirten *Macrocyten* u. s. w. zu einem phylogenetischen System vereinigt sind, was ähnlich bei den Florideen wiederkehrt. In womöglich noch auffallenderer Art belehrt uns die phylogenetische Zusammengehörigkeit der kleinen, einfachen *Lemnaceen* mit den riesengrossen hochorganisirten *Amorphophallen* u. s. w. in der Verwandtschaftsgruppe der *Aroideen* u. s. w.

Wir sind an diese Beziehungen der specifischen Grösse zur Organisation so sehr gewöhnt, dass sie uns ganz „selbstverständlich“ erscheinen und wohl eben desshalb bisher kaum beachtet, jedenfalls keiner besonderen theoretischen Würdigung unterzogen wurde.

Allerdings lässt sich zwischen specifischer Grösse und Höhe der Differenzirung nicht wohl eine Proportionalität im mathematischen Sinne erkennen; erst bei beträchtlichen Unterschieden in beiden Richtungen tritt die fragliche Beziehung deutlich hervor. Aber es gibt sozusagen einen „kritischen“ Punkt, der meist an der Grenze zwischen mikroskopischem und natürlichem Sehen liegt. Solange die Grösse eines Organismus oder eines Organs unterhalb dieses Punktes bleibt, ist nicht nur die äussere Gliederung, sondern in noch auffallenderer Art auch die innere Struktur, die Gewebedifferenzirung, sehr einfach; jede beträchtlichere Steigerung der Grösse der phylogenetisch verwandten Formen bewirkt sofort kräftige äussere und innere Gliederung und Differenzirung, die im Allgemeinen ihren höchsten Grad bei den grössten Formen erreicht. — Auch hier finden wir wieder die schönsten und lehrreichsten Beispiele bei den Archegoniaten.

Dass es aber möglich ist, trotz dieser so auffallenden Causalbeziehung der Grösse zu der Organisationshöhe den phylogenetischen Gruppentypus in all diesen Formen wiederzufinden, darin liegt die Thatsache, auf die es uns hier ankommt.

Aus jener Beziehung zwischen „Grösse und Form“ entspringen nothwendig besondere Gestaltungsmomente, d. h. Mechanomorphosen, die aber von dem Schema der phylogenetischen Gruppe wohl zu unterscheiden sind. Dass die Grösse der vorweltlichen Lycopodiaceen-bäume z. B. mit der Bildung eines Cambiums und dem darauf beruhenden Dickenwachsthum zusammenhängt, dass dadurch gewisse Formen erzeugt werden, kann ja nicht zweifelhaft sein und doch bleibt die phylogenetische Verwandtschaft mit den kleinen einfach organisirten Selaginellen bestehen; die biologisch und physiologisch ganz gleichgiltige Dichotomie der Wurzeln und Sprosse der Selaginellen und Verwandten ist in phylogenetischer Beziehung viel wichtiger, als die für das Leben so hochwichtige Cambiumthätigkeit. Diese letztere erzeugt Mechanomorphosen, jene Dichotomie aber ist ein phylogenetisches, unerklärliches Merkmal der Gruppe, mit welchem dann noch die Merkmale der Sporangien und der Keimung gleichsinnig auftreten. Derselbe Gegensatz zwischen Cambium und Grösse (nebst Lebensdauer) einerseits und anderseits dem phylogenetischen Gruppencharakter tritt auch bei den Laminarien unter den Phaeophyceen und den holz-bildenden Dicotylen zu Tage.

Alle aus der Grössenzunahme entspringenden Gestaltungen, wie die Cambiumprodukte und die aus dem Dickenwachsthum erklärlichen Rindenbildungen der Coniferen und Dicotylenbäume<sup>1)</sup> sind Mechanomorphosen, sind mechanisch und physiologisch erklärlich und verständlich und kehren überall wieder, wo Gelegenheit dazu geboten ist, — aber sie haben eben desshalb mit dem phylogenetischen Schema oder Typus der systematischen Gruppen nichts zu thun oder mit anderen Worten, die Gesamtstruktur einer Species ist das Resultat zweier Ursachen; deren erste und wichtigste in dem phylogenetischen Streben nach höherer Differenzirung bei gleichem morphologischem Schema liegt, während je nach Umständen ein zweites Gestaltungselement, die Grösse, als mechanomorphotisches hinzutritt (vergl. Notiz VI).

Gegenüber dem geheimnissvollen, unerklärten, aus „inneren Ursachen“ entspringenden, schöpferisch morphologischen Walten, welches

1) Ebenso die weiter unten noch zu erwähnende Nervatur grosser Laubblätter gegenüber den kaum merklichen Gefässbündeln in kleinen, zumal auch succulenten Blättern.



in der Vervollkommnung der einfacheren Anfangsformen zu typischen, selbst hypertypischen Formen einer phylogenetischen Gruppe hervortritt, haben die Mechanomorphosen das Besondere, dass wir sie bis zu einem gewissen Grade verständlich finden, causal begreifen, sie auf Maass und Gewicht, auf die uns geläufigen Begriffe der Physik zurückführen können, was bei der phylogenetischen Vervollkommnung nicht möglich ist. Wer wäre im Stande, auf Grund mechanischer, physikalischer (incl. chemischer) Begriffe die Verschiedenheit der Phaeophyceen von den Rhodophyceen, der Muscineen von den Prothallioten, der Monocotylen von den Dicotylen begreifen zu können? Wir stehen diesen phylogenetischen Thatsachen wie absoluten Geheimnissen gegenüber und kein Darwinismus kann da erklärend eingreifen.

Ganz anders, wenn es sich um die Mechanomorphosen handelt. Hier hat es einen Sinn, nach Ursache und Wirkung, nach Causalität zu fragen. Das tritt gerade bei der aus der specifischen Grösse entspringenden Mechanomorphosen sehr deutlich hervor. Wenn auch die letzten Glieder der logischen Schlusskette nicht klar liegen, so liess sich doch zeigen, dass die Ursache der Mechanomorphosen der specifischen Grösse der Organismen darin liegt, dass die Gewebezellen nicht eine specifische, sondern eine allgemeine, eine mittlere Grösse besitzen, und dass sich aus dieser erklären lässt, warum kleine Organismen einfacher gebaut sein müssen als erheblich grössere.

Die gesammte innere und äussere Gliederung einer Pflanze wird von der mittleren Grösse der Gewebezellen beherrscht; diese selbst hat aber mit der morphologischen Natur der phylogenetischen Gruppen nichts zu thun. — In der mittleren Grösse der Gewebezellen liegt ein mechanomorphisches Gestaltungsmoment, von dem es abhängt, wie klein eine Species werden kann, wenn sie den phylogenetischen Charakter ihrer Verwandten behalten soll.

Dieselbe Beziehung von Grösse und Form tritt aber noch bedeutungsvoller hervor, wenn man beachtet, wie die kleinen Embryonen auch die einfachste Struktur und äussere Form zeigen und wie derselbe Embryo mit zunehmender Grösse auch eine immer höher steigende Differenzirung seiner Gewebe und eine immerfort steigende Mannigfaltigkeit seiner äusseren Gliederung gewinnt. Die ontogenetischen Vorgänge folgen also dem allgemeinen mechanomorphotischen Gesetz, dass zunehmende Grösse als Bedingung höherer Differenzirung gilt.

Dass es auch abgesehen von der Grösse noch Vereinfachung und Complicirung der Organisation durch andere Ursachen geben kann, versteht sich von selbst.

Das in diesem Paragraphen Gesagte lässt sich nun kurz in dem Satz zu sammenfassen: mit der aus inneren, unbekannten Ursachen fortschreitenden morphologischen Differenzirung innerhalb einer phylogenetischen Gruppe kann auch Vergrösserung der specifischen Formen vorkommen; ist dies der Fall, so führt die Vergrösserung nothwendig zu complicirteren Gewebedifferenzirungen und zu kräftigeren äusseren morphologischen Gliederungen.

In diesem Vorgang macht sich die Mechanomorphose geltend, die an und für sich mit dem phylogenetischen Charakter einer Gruppe nichts zu thun hat, weil sie bei den verschiedensten phylogenetischen Gruppen in ganz ähnlicher Weise wirkt; der morphologische Charakter der kleinsten und grössten Formen einer phylogenetischen Gruppe bleibt derselbe, obgleich die Vergrösserung mit steigender Differenzirung verbunden ist.

#### § 4.

Auch wenn man dem Begriffe Reizbarkeit die ausgedehnteste Bedeutung geben will, kann man doch nicht sagen, dass die beiden bisher besprochenen Mechanomorphosen auf Reizbarkeit beruhen könnten.

Dagegen gibt es Mechanomorphosen, die wirklich durch besondere Arten von Reizbarkeit vermittelt oder verursacht werden, wenn man unter Reizbarkeit überhaupt die den Organismen eigenthümliche Art der Reaction gegen äussere Einwirkungen versteht.

Auch durch Reizbarkeit, d. h. durch Reaction gegen äussere, physikalische Einwirkungen können nun Mechanomorphosen entstehen.

Zu den allgemeinsten Formen der Reizbarkeit gehört aber die Reaction wachsender oder wachsthumsfähiger Pflanzentheile gegen die Schwerkraft und die Einwirkung derselben auf die Entstehung neuer Organe.

In einem besonderen Kapitel meiner „Vorlesungen“ habe ich gezeigt, dass verschiedene Theile derselben Pflanze unter dem Einfluss der Schwerkraft oder durch ihren besonderen Geotropismus verschiedene Wachstumsrichtungen annehmen und dass unter dem Einfluss derselben Kraft die Orte bestimmt werden, wo neue Organe entstehen. Ob ein Spross aufrecht oder schief oder horizontal wächst, ob dies ebenso an einer Wurzel geschieht, ob die Seitensprosse und Blätter diese oder jene Richtung gewinnen, das sind Reizerscheinungen. Von ihnen aber hängt es ab, ob in bestimmten Fällen die Hauptaxe eines Sprosssystems orthotrop oder plagiotrop fortwächst (letzteres besonderes



bei unterirdischen Rhizomen), ob eine Pflanze vorwiegend auf oder unter der Erdoberfläche sich ausbreitet oder emporstrebt u. s. w. Von dem orthotropen oder plagiotropen Wuchs der relativen Muttersprosse aber hängt es in vielen Fällen ab, ob die Blätter und Seitensprosse und selbst die Wurzeln nach einer oder nach zwei (oder mehr) Seiten hin aussprossen, und selbst die Sprosse derselben Pflanze können in dieser Beziehung verschieden sein. Es lässt sich experimentell zeigen, dass der radiäre oder dorsiventrale Bau eines Pflanzenorgans, zumal eines Sprosses, darüber entscheidet, in welchen Richtungen seine seitlichen Aussprossungen (Blätter, Tochttersprosse, Wurzeln) entstehen werden, wovon ja die Gesamtform der Pflanze wesentlich abhängt. In dem Kapitel: „Anisotropie“ meiner Vorlesungen habe ich diese Verhältnisse ausführlicher dargestellt und muss hier, um Weitläufigkeiten zu vermeiden, dahin verweisen.

Hier erwähne ich sie nur, um darauf hinzuweisen, dass auch in all diesen Gestaltungsmomenten, welche von der Gravitation an wachsenden Pflanzentheilen hervorgerufen werden, mechanomorphe Momente liegen, d. h. gestaltenbildende Ursachen, die durch Reizbarkeit gegen die Einwirkung der Schwerkraft vermittelt werden, die aber ihrerseits mit den phylogenetischen Gestaltungsursachen nichts zu thun haben<sup>1)</sup>. — Dass Letzteres wirklich der Fall ist, kann ohne Weiteres daraus erkannt werden, dass es keinem urtheilsfähigen Systematiker einfällt, die Diagnose einer Klasse oder Ordnung oder Familie, ja auch nur die einer Gattung dadurch zu stützen, dass einzelne Species der betreffenden phylogenetischen Gruppe kriechen, klettern, aufrecht wachsen u. s. w. Das sind Speciesmerkmale oder selbst nur Varietätmerkmale; sie haben mit der Phylogenese nichts zu thun und doch sind sie für den Gesammthabitus der Pflanzenwelt von der grössten Bedeutung. Es handelt sich eben um eine besondere Art von Mechanomorphosen, die in jeder grossen oder kleinen Verwandtschaftsgruppe wiederkehren können und auf einer besonderen Art von Reizbarkeit, d. h. hier der Reaction gegen Schwerkraft be-

---

1) Vielleicht ist es nicht überflüssig, hier an die neue Gipfelbildung der *Abies pectinata*, *nordmanniana* und *excelsa* nach Wegnahme des ursprünglichen Gipfels zu erinnern und wie der emporgekrümmte frühere Seitenast nun statt bilateraler Bildung die radiäre annimmt. — Lässt man 5—6jährige Edeltannen in umgekehrter Stellung (Gipfel abwärts) jahrelang wachsen, so entstehen auf der Rückseite, d. h. auf der früher abwärts, jetzt aber aufwärts gekehrten Seite der bilateralen Aeste neue Triebe, die radiär gebaut sind und wie Keimpflanzen aussehen.

ruhen; es sind durch Schwerkraft bewirkte Mechanomorphosen.

Ich habe schon in meinen „Vorlesungen“ darauf hingewiesen, dass das Gesamtbild der Vegetation auf der ganzen Erdoberfläche von denjenigen Formeigenschaften der Pflanzen abhängt, welche sie unter dem Einfluss der Schwere auf ihre geotropische Reizbarkeit seit undenklichen Zeiträumen gewonnen haben<sup>1)</sup> und da die Gravitation ununterbrochen auf jeden Körper einwirkt, so müssen alle Organismen die Spuren dieser Wirkung an sich tragen. Alles was im Pflanzen- und Thierreich mit den Begriffen Bauch- und Rücken- seite, rechte und linke Flanke irgendwie zusammenhängt, trägt den Stempel der Schwerkraft ins Organische übersetzt an sich. Dass ein Baum seine Wurzeln nach unten treibt, seine Krone aufwärts, dass ein Thier die Füße auf der Bauchseite trägt u. s. w., zeigt doch, dass die betreffenden Gestaltungsprocesse unter dem Einfluss der Erdschwere stattgefunden haben. Die wenigen Organismen, wo diese Beziehung nicht hervortreten kann, sind solche, die in beständiger Rotation um eine bestimmte Axe sich drehend, auf diese Art dem gestaltenden und richtenden Einfluss der Schwere entzogen sind, wie die Volvocineen, und ich habe durch die Begründung der Klinostaten- theorie<sup>2)</sup> gezeigt, dass man diese Beziehungen auf experimentellem Wege studiren kann.

Die Gestaltungsmomente, die auf den Einfluss der Schwere zurück- zuführen sind, machen sich überall bis ins Kleinste hinein bemerk- lich, „wenn man es nur zu deuten weiss“ — aber trotzdem haben diese Mechanomorphosen nichts unmittelbar gemein mit den phylo- genetischen Gestaltungen: oder könnte man etwa die Form und Ent- wicklung eines Sporogoniums, eines Farnsporangiums, die Beziehungen der Pollensäcke zu den Sporangien, die Heterosporie der höheren Kryptogamen, oder auch nur die Form der Sexualorgane der Coleo- chaeten und Characeen u. s. w. auf äussere Einwirkungen, speciell der Schwerkraft, zurückführen? auch hat noch niemand dergleichen versucht. Dies Alles beweist aber, dass die Organisation einer be- bestimmten Pflanzenart auch in dieser Beziehung auf mindestens zwei Ursachen zurückzuführen ist: vor Allem auf die innere Gestaltungs- kraft der Phylogenese und neben dieser auf die Mechanomorphose, die aus der geotropischen Reizbarkeit entspringt.

---

1) und die daher auch zum grossen Theile erblich geworden sind.

2) Vergl. Gesammelte Abhandlungen von J. Sachs II. p. 985.



Da der Ausdruck Geotropismus sich zunächst nur auf die morphologisch gleichgiltigen Krümmungen bezieht, könnte man doch wohl für die Wirkungen der Schwere auf Entstehung und morphologische Gestaltung der Gewebe und äusseren Glieder einen neuen, allgemeineren Terminus technicus erfinden: vielleicht Barymorphose?

So würde z. B. die von Goebel beschriebene Organbildung bei *Caulerpa*: kriechende Sprossaxe, Blätter auf der Rückenlinie, Wurzeln auf der Bauchlinie und ähnliche Orientirungen als eine „barymorphotische“ zu bezeichnen sein.

### § 5.

In ähnlichem Sinne, wie ich soeben das Wort „Barymorphose“ gebraucht habe, könnte man auch von „Photomorphosen“ reden, wenn es darauf ankommt, solche Gestaltungsprocesse<sup>1)</sup> zu bezeichnen, welche durch den Einfluss des Lichts auf Neubildung und embryonale Gestaltung von Pflanzenorganen hervorgerufen werden. Wir könnten dann also zwei Abtheilungen von Mechanomorphosen unterscheiden: Barymorphosen und Photomorphosen, neben denen die beiden zuerst beschriebenen Mechanomorphosen der Leitlinien und der durch Grösse hervorgerufenen Differenzirungen als Mechanomorphosen im engeren Sinne bezeichnet werden könnten.

Mit den Barymorphosen haben die Photomorphosen das gemein, dass auch sie auf Reizbarkeit beruhen im Gegensatz zu den beiden zuerst genannten Mechanomorphosen.

Die Barymorphosen werden dadurch hervorgerufen, dass die Neubildungsprocesse in irgend einer Art und Weise von der Schwerkraft afficirt werden.

Die Photomorphosen dagegen werden hervorgerufen dadurch, dass das embryonale Wachsthum chlorophyllhaltiger Zellen oder Gewebe durch das Licht beeinflusst wird<sup>2)</sup>.

Das Wort Barymorphosen wende ich an, um die blossen Krümmungen des Geotropismus auszuschliessen und dafür den Gestaltungseinfluss der Schwere auf jüngste und wachsende Theile zu bezeichnen. Ebenso

1) Also nicht blosse Krümmungen, die vorwiegend in der Streckungsphase eintreten, während die Photomorphosen der embryonalen Periode angehören.

2) Es gibt auch Fälle, wo das Licht auf nichtgrüne Zellen und Gewebemassen gestaltend einwirkt, aber von diesen soll hier zunächst keine Rede sein. Wo ich hier von Photomorphosen rede, wird es sich immer nur um chlorophyllhaltige Organe oder Gewebeschichten handeln.

will ich das Wort Photomorphose im Gegensatz zu den heliotropischen Krümmungen nur auf solche Fälle anwenden, wo durch den Einfluss des Lichts Gestaltungsprocesse und Neubildungen hervorgerufen oder modificirt werden.

Um sogleich ein Beispiel zu nennen, bewirkt das Licht, dass die Sexualorgane der Polypodiaceen auf der Schattenseite der Prothallien entstehen, die Brutknospen der Marchantieen in ihrer gesammten Dorsiventralität durch die Richtung des stärksten Lichtstrahls orientirt werden, dass ebenso die Laubsprosse von Fissidens ihre beiden Blattreihen rechts und links vom einfallenden Lichtstrahl bilden, weil die Scheitelzelle in diesem Falle nur rechts und links Segmente bildet, indem sie unter dem Einfluss des Lichtstrahls zweischneidig geworden ist. — Schon längst ist aus den Beobachtungen Wichura's bekannt, dass die Krümmung der Laubmooskapseln durch den stärksten einfallenden Lichtstrahl bestimmt wird<sup>1)</sup> und die sonderbare Form der Kapsel von Buxbaumia wird durch denselben Einfluss bewirkt. — Eines der schönsten Beispiele bietet das Protonema von Funaria hygrometrica, von dem ich mich überzeugt habe, dass an den aufstrebenden Fäden die Seitenfäden nur rechts und links (ohne Torsion) angelegt werden, so dass das System dieser Sprossungen in einer Fläche sich ausbreitet, die zum Lichtstrahl quer liegt und von ihm rechtwinkelig getroffen wird, also plagiotrop ist.

Solcher Beispiele würden sich noch viele finden lassen.

Die allgemeinste Photomorphose finde ich aber in der Entstehung und Form der Blätter (oder blattähnlichen Sprossformen der Algen). Diese Art der Mechanomorphosen macht sich darin bemerklich, dass die chlorophyllhaltigen Gewebemassen dünne Platten bilden, was ja die Grundform der Blätter ist, aber auch bei anderen chlorophyllreichen Organen vorkommt.

Diese grünen Gewebeplatten sind meist nur 0,2—0,4 mm dick und zwar deshalb, weil diese Dicke bei grossem Chlorophyllreichtum der Zellen hinreicht, die Assimilationsenergie des quer einfallenden Lichtstrahls so vollkommen zu erschöpfen, dass ein zweites dahinter liegendes Blatt (grüne Gewebeschicht) keinerlei Assimilationskraft mehr empfängt. Dickere grüne Gewebeschichten wären also blosse Verschwendung an Material; daraus wird verständlich, warum auch die grössten Blätter (z. B. von Rheum, Cucurbita) eine so dünne grüne Platte (Mesophyll) besitzen und warum die dicken Blätter und grünen Stammtheile der Crassulaceen, Cacteen und anderer Succulenten doch

1) Es ist noch unbekannt, ob dies eine gewöhnliche heliotropische Krümmung ist.



nur eine sehr dünne grüne Gewebeschicht unter der Epidermis haben, während das übrige Gewebe farblos bleibt.

Die Erschöpfung der Assimilationsenergie des Lichts schon in einer sehr dünnen chlorophyllhaltigen Gewebeschicht ist also die Ursache, dass grüne Pflanzenorgane desto dünner bleiben, je chlorophyllreicher ihre Assimilationschicht ist. — Man bedarf aber keiner langen Ueberlegung, um zu finden, dass der gesammte Habitus der Pflanzenwelt wesentlich von dem Vorhandensein dieser dünnen grünen Schichten abhängt.

Nehmen nun aber diese dünnen, grünen Gewebeschichten eine beträchtliche Flächenausdehnung an, so leuchtet ein, dass sie einer besonderen Einrichtung bedürfen, um in einer Ebene straff auseinander gehalten zu werden, um nicht wie nasser Stoff in Falten herabzufallen. Diese Einrichtung gibt, wie ich in meinen „Vorlesungen“ schon zeigte, zu einer der schönsten und sinnreichsten Correlationen im Pflanzenreich Anlass, zur Bildung der Nervatur der Blätter. An kleinen und dicken Blättern ist von dieser wenig zu merken; je grösser aber die dünnen Blattlamellen werden, desto kräftiger tritt die Nervatur mit ihren dicken mechanisch wirkenden Rippen und immer dünner werdenden, dem Stofftransport dienenden Gefässbündeln (Nerven) hervor. Wer sich eine Sammlung von verholzten Blattnervaturen angelegt hat, wird wissen, welche Mannigfaltigkeit und Schönheit da zu finden ist. Aber auch phylogenetische Charaktere treten in ihnen hervor, wie die Eigenart der Nervatur der Farnblätter gegenüber der der Mono- und Dicotylen erkennen lässt<sup>1)</sup>. — Wir haben es hier offenbar mit echten Mechanomorphosen zu thun, die aber durch den Einfluss des Lichts auf das Chlorophyllgewebe ursprünglich entstanden sind; nicht unmittelbare Lichtwirkungen, nicht Photomorphosen im strengen Sinn, sondern Correlationserscheinungen der letzteren sind die Blattnervaturen. — Für jeden, der Sinn für die philosophische Auffassung der organischen Natur besitzt, hat es etwas Erfreuliches, auf so einfachem Wege einen tieferen Blick in die allgemeinsten Gestaltungsursachen der Pflanzenwelt thun zu können.

Wir sind im Vorigen von der Dünnhcit der grünen Gewebeschichten ausgegangen und haben als Hauptursache derselben und ihrer Correlation die Absorption des wirksamen Lichts im Chloro-

---

1) Es bedarf wohl kaum einer besonderen Erklärung, dass die Wirksamkeit der Mechanomorphosen auch von dem Gestaltungstrieb der Phylogenese beeinflusst werden kann; diese ist das Primäre, die Mechanomorphose wirkt nach Maassgabe desselben.

phyllgewebe gefunden; die Nervatur der grossen Blätter als notwendige Consequenz der physikalischen Thatsache, dass die assimilationskräftigen Strahlen im grünen Gewebe schon dann ihre ganze Energie abgeben, wenn dieses Gewebe nur wenige Zehntel eines Millimeters dick ist. Und beachtet man nun, welche grosse Rolle die Form und Dünnhheit der Blätter in der Pflanzenwelt als Gestaltungselement spielt, so haben wir mit dem Gesagten doch wohl etwas gewonnen.

Sollte es nun etwa möglich sein, auch die *Flächenausbreitung* des grünen Gewebes auf eine erkennbare Ursache zurückzuführen? So klar und einfach, wie betreffs der Dünnhheit der chlorophyllhaltigen Schichten wird das wohl jetzt noch nicht gelingen. Es kümmert sich ja fast Niemand um derartige Fragen; die Darwin'sche Selectionslehre hindert das eben<sup>1)</sup>.

Aber immerhin werfen einige zufällig bekannte Thatsachen doch einiges Licht auch auf die eben angeregte Frage. Wir kennen einige Thatsachen, die darauf hinweisen, dass eine causale Beziehung besteht zwischen dem Licht und dem Flächenwachstum chlorophyllhaltiger Gewebeflächen. Für die bloss teleologische Auffassung besteht hier gar keine Schwierigkeit; ist das chlorophyllhaltige Gewebe<sup>2)</sup> einmal thatsächlich das Assimilationsorgan, woran ja nicht zu zweifeln, dann versteht es sich von selbst, dass (teleologisch genommen) eine Verbreiterung der grünen Schicht die Ernährung steigert und dass ferner alle Einrichtungen nützlich sein müssen, welche es bewirken, dass die grüne, assimilirende Schicht womöglich in eine rechtwinkelige Stellung zum einfallenden Strahl kommt, sofern dieser letztere nicht etwa zu stark ist und eine Abminderung seiner Wirkung durch sog. Profilstellung nöthig wird.<sup>3)</sup> — Indessen sollen diese teleologischen Bedenken uns hier nicht beschäftigen.

Die Frage ist nicht: zu welchem Zweck, sondern durch welche Ursache wachsen die sehr dünnen grünen Gewebeschichten quer zum Lichtstrahl; ist es überhaupt der Lichtstrahl, der es bewirkt, dass dünne grüne Gewebeflächen sich auszubreiten streben, quer zum

1) Schon das Wort Selection (Auswahl) besagt ja, dass es sich dabei nicht um allgemeine Gestaltungsgesetze handeln kann.

2) Ich rede hier zunächst vom grünen Gewebe; die Betrachtung der einzelnen chlorophyllhaltigen Zelle, zumal auch die Uebertragung des im Text Gesagten auf die Siphoneen, würde hier zu weit führen; es kommt mir nur auf Klarlegung gewisser Gesichtspunkte an.

3) Letzteres wird aber durch correlative Einrichtungen besorgt.



Strahl. Dass und warum sie dünn bleiben in Richtung des Strahls haben wir ja gesehen; aber warum breiten sie sich aus? die teleologische Nützlichkeit ist ersichtlich; es kommt jedoch auf die Causalität an. Aber, wie gesagt, es fehlt an experimentellen und vielseitigen Erfahrungen; einiges aber lässt sich anführen zur Stütze des wahrscheinlichen Satzes: Das Licht selbst bewirkt, dass das chlorophyllhaltige Gewebe quer zum Strahl sich flächenförmig ausbreitet.

Auch auf diesen Satz habe ich bereits in meinen „Vorlesungen“ (II, 1887) hingewiesen und ihn unter Anderem dadurch erläutert, dass die Laubflechten, also echte Pilze, durch die in ihnen eingeschlossenen Algen (die Gonidien) veranlasst werden, blattähnliche, dorsiventrale Formen und plagiotrope Stellung anzunehmen. — Verschiedene epidendrische Orchideen, z. B. *Taeniophyllum*arten, haben chlorophyllreiche Wurzeln bei völligem Mangel functionirender Laubblätter und G o e b e l (Schilderungen II, p. 195) zeigt, wie diese Wurzeln auf der Lichtseite flach werden, eine fast bandartige Gestalt annehmen, was bei dem sonst allgemeinen radiären Bau der Wurzeln besonders auffällt<sup>1)</sup>. Ich halte dafür, dass es sich hier um eine Wirkung des Lichts auf das Wachsthum des grünen Gewebes handelt. — Die breiten Flachsprosse (Thalluslappen) der Marchantien eignen sich zu einem experimentellen Beweise des eben Gesagten: lässt man sie im Frühjahr, wo sie mit Reservestoffen erfüllt sind, in einem finsternen Raume austreiben, so sind die Sprosse sehr schmal, fast stielförmig, bleich und aufrecht (orthotrop); das Licht also bewirkt, dass sie im normalen Wachsthum flach und breit werden, quer zum Lichtstrahl, der ihre Oberseite trifft. — Ganz ähnlich verhalten sich die Flachsprosse mancher Cacteen (z. B. des *Cereus phyllanthoides* u. a.), die im finsternen Raume austreibend, prismatisch, stielförmig werden, wie ebenfalls G o e b e l beschreibt und ich selbst vor vielen Jahren gesehen habe. — Ich zweifle nicht, dass experimentelle Untersuchungen zahlreiche derartige Fälle ergeben würden. Der etwaige Einwand, dass diese Wirkung des Lichts auf das Wachsthum des Chlorophyllgewebes nicht überall zu finden sei, fällt weg, wenn man beachtet, dass das Wachsthum überhaupt eine sehr complicirte Erscheinung ist und von vielen Urschen beeinflusst wird; die fragliche causale Beziehung kann also nur unter besonders geeigneten Umständen auftreten und das Resultat experimenteller Untersuchung hängt davon ab, ob bei

---

1) Man vergl. jedoch auch bei G o e b e l l. c. die weiteren Forschungen J a n c z e w s k y's.

der gewählten Versuchspflanze die fraglichen Eigenschaften streng erblich geworden sind oder nicht.

Zur Ergänzung möchte ich noch beifügen, dass die im finsternen Raume austreibenden Laubblätter verschiedener Farne (z. B. *Aspidium* f. m., *Cystopteris*arten u. a.) zwar stark in die Länge wachsen, auch intensiv grün werden, ihre eingerollte Lamina jedoch kaum weiter entwickeln; diese bleibt äusserst klein; ein Beweis, dass das normale Blatt die Ausdehnung seiner Mesophyllplatte dem Licht verdankt.

Bekanntlich bleiben die im Finsternen austreibenden Blätter der Liliaceen, Gräser und anderer Monocotylen bei sehr bedeutender Verlängerung doch schmal, die Flächenausbreitung bedarf des Lichtes. Vollständiger tritt dies bei den normalen Blattformen der netzadrigen Dicotylen zu Tage. Sie bleiben bekanntlich meist sehr klein, wenn die betreffenden Pflanzen ganz ins Finstere gestellt werden, also nicht assimiliren können und an Nahrungsmangel leiden. Doch zeigt sich, dass aus sehr nahrungsreichen Reservestoffbehältern, wie grossen Runkelrüben, auch grosse etiolirte Blätter entstehen und wenn man nur einzelne Sprosse in das Finstere einleitet, während ihnen durch assimilirende Blätter am Licht Nahrung zugeführt wird, so werden die etiolirten Blätter des Kürbis ebenso gross, wie am Licht, beinahe ebenso bei *Ipomaea purpurea* u. a.

Dieses zuletzt beschriebene Verhalten scheint dem aufgestellten Satz zu widersprechen; indessen darf man hier der Erblichkeit und unbekannten Ursachen eine Bedeutung einräumen. Ich bin überhaupt auf Grund langjähriger Erfahrungen, die man ja nicht immer in die Form scharfer Beweise einkleiden kann, zu der Ansicht gelangt, dass die Neigung der chlorophyllhaltigen Pflanzen (von den Algen aufwärts) quer zum einfallenden Lichtstrahl dünne Gewebeflächen zu erzeugen, den ersten Anstoss zum Auftreten der eigentlichen Blattbildung gegeben hat und diese wurde im Allgemeinen erblich beibehalten, weil ganz offenbar grosse Vortheile für die Ernährung damit verbunden sind. — Aber auf die Phylogenese der grossen Abtheilungen hat dieses rein physiologische Verhalten keinen wesentlichen Einfluss ausgeübt und auch die Blattbildung im weitesten Sinne ist nur eine Mechanomorphose im Gegensatz zu den phylogenetischen Gestaltungsprocessen. Um sich den Sinn dieses Satzes klar zu erhalten, denkt man wohl am liebsten an die Phylogenese der Gefässkryptogamen, an die Entstehung der verschiedenen Sporangienformen und besonders an das wiederholte Auftreten der Heterosporie; ebenso an die Formen des Sporangiums der Leber- und Laubmoose. — Diese Gestaltungen



können keineswegs durch Mechanomorphose erklärt werden, sie verdanken ihre Entstehung und ihre Verwandtschaften einem Gestaltungstrieb, der ohne äussere Eingriffe dahin strebt, aus einfachen Formen immer höher und mannigfaltiger überhaupt verschieden differenzierte zu erzeugen. Im Gegensatz dazu steht die Blattbildung der verschiedenen phylogenetischen, grossen Gruppen. Die morphologisch phylogenetische Divergenz der Phaeophyceen, der Florideen, Moose steht ausser Zweifel. Jede dieser Gruppen hat sich selbständig aus einfachen Anfängen phylogenetisch, isolirt von allen anderen herausgebildet; jede dieser Gruppen beginnt mit blattlosen Formen, erzeugt aber bei höherer Differenzierung doch Blätter. Die Blattbildung als solche ist also kein phylogenetisches Merkmal einer einzelnen Gruppe. Daraus folgt aber, dass die Blattbildung wiederholt bei verschiedenen Typen eingetreten, dass sie in dieser Beziehung eine Parallelbildung ist. Unter den Phaeophyceen haben es die Sargassumarten, unter den Florideen die Delesserien, Dictynemia u. a. zur Bildung echter Blätter gebracht; bei den Moosen tritt die Blattbildung in verschiedenen Gruppen primär selbständig auf und besonders die Blätter der Laubmoose können nicht als die palaeozoischen Vorläufer der Blätter der Farne und sonstigen Gefässpflanzen betrachtet werden, da sie im Laufe der ontologischen Entwicklung den letzteren nicht homolog sind.

Wenn also die Blattbildung in 4—5 phylogenetischen Gruppen primär selbständig jedesmal aufgetreten ist, so beweist dies, dass es sich auch bei ihr um eine Mechanomorphose handelt, dass die Blätter der genannten Gruppen blosse Parallelbildungen sind. — Die besondere Form und Organisation der Blätter der Phaeophyceen, Florideen, Moose und Gefässpflanzen zeigt, dass ihre Entstehung und Ausbildung von dem phylogenetischen Bildungstrieb jeder einzelnen Gruppe mit beeinflusst worden ist. Dass aber die Blattbildung überhaupt in jeder einzelnen Gruppe unabhängig entstanden ist, das erkennt man deutlich genug daran, dass die einfachsten Urformen jeder Gruppe (etwa abgesehen von den Farnen) keine Blätter besaßen, dass diese erst später als Wirkung einer Mechanomorphose entstanden sind. Die wirkende Ursache aber liegt in den physikalischen Eigenschaften des Chlorophylls.

## § 6.

Mit dem Wenigen, was ich hier über die durch Chlorophyll und Licht erzeugten Mechanomorphosen gesagt habe, ist indessen nur ein einzelnes Beispiel dafür gegeben, wie aus der durch das Licht im

Chlorophyll angeregten Energie Gestaltungsprocesse entspringen. Es wären deren manche andere zu nennen. — Ich will indess nur in aller Kürze darauf hinweisen, dass die Verzweigung mit in diese Reihe gehört. Wie mag es causal erklärlich sein, dass die Entstehung der Zweige an einem Spross an die Basalregion und die nächste Nachbarschaft der Blätter gebunden ist: die Seitensprosse entstehen in den Blattachseln, oder auf der Basis des Blattstiels, oder über dieser an der Sprossaxe, oder neben, selbst hinter dem Blattursprung. Die eben angedeuteten Einzelheiten sind zwar für die grossen Gruppen meist charakteristisch (z. B. die Axillarität für die meisten Angiospermen, doch mit entschiedenen Ausnahmen z. B. bei den Utricularien), aber das, was man das allgemeine Gesetz der Verzweigung nennen könnte, die Entstehung der Seitensprosse auf den Blattbasen oder in ihrer nächsten Nachbarschaft, das ist nicht an die einzelnen phylogenetischen Gruppen gebunden und muss als eine Mechanomorphose betrachtet werden. Es ist sogar einigermaassen zu errathen, worin die Ursache liegt; denn offenbar bedeutet das Gesetz: die seitlichen Aussprossungen entstehen an den Orten, wo die Assimilationsprodukte der Blätter in den Stamm des Muttersprosses übertreten, sich gewissermaassen stauen und ansammeln<sup>1)</sup>, was ja auch für das weitere Wachstum der Seitensprosse nützlich ist. Selbst einen experimentellen Beweis gibt es dafür. Schneidet man ältere, mit Assimilaten gefüllte Blätter ab, so entstehen bei geeigneter Behandlung nach Bildung eines Callus an der Schnittfläche meist zahlreiche Knospen, Triebe, Wurzeln selbst Blüthensprosse (vergl. die erste dieser Notizen Flora 1892). Offenbar bestehen Einrichtungen, durch welche die Assimilate des Blattes nach der Basis hin in die Axe des Muttersprosses getrieben werden; die Schnittfläche aber setzt der Weiterbewegung eine Grenze, hier sammeln sich die Bildungsstoffe und zwar viel vollständiger, als wenn das Blatt noch am Muttersprosse sitzt, weil in diesem Falle die Stoffe zum grösseren Theil weiterwandern und nur eine theilweise Verlangsamung und Ansammlung erfahren. — Bis zu einem gewissen Grade erklärt sich auf diese Art auch die Mechanomorphose, die bei den älteren Botanikern (besonders auch bei Goethe) unter dem Namen „Lebens-

---

1) Dieser Satz würde allerdings einer weiteren Begründung bedürfen, die ich jedoch auf eine ausführlichere Darstellung verschieben muss; es handelt sich da um die durch Erbllichkeit aus ursprünglichen Mechanomorphosen hervorgegangenen Vorgänge am Vegetationspunkt.



knoten“ bekannt war. Sehr deutlich ist dieser z. B. bei *Cucurbita maxima* und manchen anderen Pflanzen mit sehr grossen Blättern, die durch lange Internodien von einander entfernt sind. Da bildet sich unter und neben der Basis des Mutterblatts eine Anschwellung der Sprossaxe, aus welcher Seitensprosse, Blüthen, Ranken, Wurzeln hervorkommen. Das ist der sog. Lebensknoten. — Bei Sprossen mit vielen kleinen, dicht übereinander stehenden Blättern bildet er sich nicht, aus leicht begreiflichen Gründen. — Das ist auch eine Mechanomorphose.

In ähnlicher Weise, wie das allgemeine Verzweigungsgesetz kann auch die Stellung der echten Fortpflanzungsorgane am Vegetationskörper der Pflanze als eine Mechanomorphose aufgefasst werden und zwar wieder als eine solche, die durch die Assimilation des Chlorophylls vermittelt wird. Zunächst entspringen Sporangien und Sexualorgane niemals aus Wurzeln, wenigstens nicht unmittelbar, sondern immer aus Sprossen, von denen ich glaube, dass sie ursprünglich (d. h. im palaeozoischen Sinn) alle chlorophyllhaltig waren, wogegen alle chlorophyllfreien Sprosse als Rückbildungen zu betrachten sind.

Wenn man in der Systematik der grossen Gruppen hinreichend bewandert ist und die Art, wie die Sporangien und Sexualorgane (speciell auch die Blüthen) am vegetativen Stock vertheilt sind, kennt, so wird man bald inne, dass die Fortpflanzungsorgane an solchen Orten stehen, wo sie ihr Bildungsmaterial möglichst bequem und auf kürzestem Wege aus dem assimilirenden Mesophyll der Blätter oder (bei einfacheren Kryptogamen) überhaupt aus den chlorophyllreichsten Organen empfangen können<sup>1)</sup>. Man beachte z. B. den Reichthum an Chlorophyll des Sporogoniums der Moose, die Stellung der Sporangien der Farne auf den Blattflächen, die Entstehung einzelner grosser Blüthen in den Blattachseln vieler Phanerogamen (z. B. *Cucurbita*, *Tropaeolum*, *Papaver*, Compositenköpfe in Blattachseln, wie bei *Dahlia* und tausend ähnliche Fälle) u. s. w. — Wenn im Gegensatz zu diesen Thatsachen viele Phanerogamen Inflorescenzen ohne grüne „Deckblätter“ bilden (z. B. Cruciferen, viele Asperifolien u. s. w.) oder doch mit nur rudimentären, so muss man beachten, dass es hier nicht auf die fertigen Zustände, sondern darauf ankommt, wo die betreffenden Organcomplexe entstehen. Besonders auffallend ist die

---

1) Bei vielen Kryptogamen geht diese causale Beziehung so weit, dass nicht nur die Sporangien, sondern auch die Eizellen und Sporen selbst reich an Chlorophyll sind; sie bedürfen daher zur Keimung auch des Lichts.

Sache bei den blühenden Agaven, Aloë, Phormium, Lilien u. s. w.<sup>1)</sup>, wo ein mächtiger, hoher, fast nackter Stamm die Blüten trägt, weit entfernt von den ernährenden Laubblattrosetten; das scheint dem Obigen zu widersprechen, ist aber leicht begreiflich, wenn man beachtet, dass der mächtige Blütenstamm anfangs als embryonales Gebilde im Herzen der Blattrosette sitzt, wo er Zeit hat, die aus den Blättern ankommenden Bildungstoffe aufzusammeln; die jungen Inflorescenzen, Blätter, Sexualorgane selbst erfüllen ihre Zellen mit solchen Stoffen, und erst dann, wenn dies geschehen ist, beginnt der Blütenstamm sich zu strecken und die nun weiter wachsenden Blüten verarbeiten (während der nun erst eintretenden „inneren Ausbildung“) die Stoffe, die sie vorher Monate lang aus der Blattrosette aufgesammelt haben.

Auch in diesen Erscheinungen finde ich echte Mechanomorphosen, deren äusserliche Merkmale von Species zu Species wechseln können, deren allgemeines Gesetz aber darin besteht, dass zur Zeit, wo die Fortpflanzungsorgane ihre Bildungstoffe in sich anhäufen, auch die Assimilationsgewebe in nächster Nähe sind, denn diese liefern die specifischen Bildungstoffe.

Die Art und Weise, wie die Fortpflanzungsorgane in rein formaler, morphologischer Beziehung am vegetativen Stock entspringen, ist bei jeder phylogenetischen Gruppe charakteristisch, ist ein systematisches Merkmal der Gruppe; aber das genannte allgemeine Gesetz, nämlich die Beziehung des assimilirenden Chlorophylls zum Entstehungsort der betreff. Organe, liegt in physiologischen Beziehungen und erzeugt Mechanomorphosen, Gestaltungen, die von den phylogenetischen Merkmalen verschieden sind.

## § 7.

Neben dem wissenschaftlichen Zweck der vorliegenden Notiz hat dieselbe auch noch für mich persönlich eine gewisse Bedeutung. Ich war in meinen Büchern und sonstigen Schriften oft genöthigt, mich zum Zweck gewisser Erklärungen auf die Descendenztheorie zu berufen, ohne dass ich Gelegenheit fand, zu sagen, was ich unter diesem Ausdruck verstehe und dass ich vor Allem zwischen ihr und der Selectionslehre einen wesentlichen Unterschied finde. Das wollte ich

---

1) Aehnlich ist es ja auch bei *Plantago major*, *lanceolata*, *Hieracium collinum*, selbst bei *Nuphar* und *Nymphaea* und in unzähligen Fällen sonst. Uebrigens gilt dasselbe Prinzip auch bei der Bildung der grossen Einzelblüthen in Laubblattachsen, wie bei *Tropaeolum*, *Convolvulus*, *Cucurbita* u. s. w.



nun in diesem Aufsatz nachgeholt haben; ob es mir gelungen ist, meine Ansicht völlig klar zu machen, muss ich dem Urtheil der Leser überlassen; ganz leicht ist die Verständigung wohl nicht.

Offenbar hat Alfred Russel Wallace, gegenwärtig der verschiedenste Vertreter des auf die Selection basirten Darwinismus, in seinem Buch: „Der Darwinismus“ (deutsch von Brauns 1891 p. 10—12) selbst gefühlt, dass die Selectionslehre nicht im Stande ist, die morphologischen Charaktere der grossen phylogenetischen Gruppen (der Klassen, Ordnungen, selbst nur der gut begrenzten Familien) zu erklären, d. h. causal begreiflich zu machen; in hergerbrachter Weise beruft er sich jedoch auf die Länge der Zeiträume, in denen die Veränderung der Arten fortgeschritten sei; mir kommt das so vor, als ob jemand glauben wollte, dass in sehr langen Zeiten ein Dreieck die Eigenschaften einer Ellipse annehmen müsse.

Indessen ist Wallace's Ansicht in der Hauptsache bekanntlich schon 1865 durch Nägeli's „Vervollkommnungstheorie“ widerlegt, in welcher die wissenschaftliche Berechtigung der vergleichenden Morphologie zur Geltung gebracht wurde, also die Berechtigung derjenigen Forschungsmethode, die sich um den Kampf ums Dasein, natürliche Auswahl, Adaptation u. s. w. nicht kümmert, wie es die wissenschaftlich denkenden Systematiker schon vorher gethan, indem sie gerade diejenigen, rein morphologischen Momente in der Gestaltung der Organismen allein beachteten, welche die Selectionslehre höchstens ganz nebenbei berücksichtigt. Ich hob schon 1868 in der 1. Auflage meines Lehrbuchs hervor, dass Nägeli's Vervollkommnungstheorie vorwiegend das Dasein der grossen Abtheilungen des Pflanzenreichs erklärlich mache; „die grossen, rein morphologischen Verschiedenheiten der Pflanzenklassen und kleinerer Abtheilungen, sagte ich, könnten diesem inneren Trieb zu höherer und verschiedenartiger Differenzirung ihr Dasein verdanken, während der Kampf um die Existenz die Adaptation der einzelnen Formen bewirkt.“ — Dass ich meinen dort noch ausgesprochenen Zweifel aufgegeben habe, zeigt diese hier vorliegende Notiz. — Sie zeigt aber noch etwas Anderes, dass ich nämlich in den Mechanomorphosen eine Reihe bestimmt charakterisirter physiologischer Ursachen aufgefunden habe, welche es bewirken, dass in den verschiedensten phylogenetisch von einander unabhängigen Gruppen ähnliche Differenzirungen (oder Parallelbildungen) auftreten mussten, die aber von dem „inneren Vervollkommnungstriebe“ Nägeli's wesentlich verschieden sind. Diese Mechanomorphosen richtig zu erkennen, ist eines der Forschungsmittel, durch welche die rein

morphologische Thätigkeit der Phylogenese klar gelegt werden kann. Diese beiden Gestaltungsursachen müssen theoretisch auseinander gehalten werden. Eine der grössten Schwierigkeiten dabei liegt aber darin, dass sowohl die durch Phylogenese, wie die durch Mechanomorphosen hervorgebrachten Gestaltungen meist in hohem Grade erblich und auf das Innigste mit einander verschmolzen sind. Wenn man auch annehmen darf, dass die Mechanomorphosen erst im Laufe der aus „inneren Ursachen“ aus „Vervollkommnungstrieb“ fortschreitenden Phylogenese aufgetreten, also secundären, späteren Ursprungs sind, so sind sie doch meist im palaeozoischen Sinne so alt, dass sie Zeit hatten, ihre Erblichkeit zu befestigen (was allerdings auch Ausnahmen erleidet). — Dazu kommt aber noch, dass jede neu auftretende Mechanomorphose sich denjenigen Gestaltungsursachen unterwerfen und eng anschliessen musste, welche durch die morphologische Phylogenese gegeben waren. Das ursprünglich Selbständige ist die phylogenetische, morphologische Differenzirung mit ihrer Steigerung und ihren Divergenzen; erst auf diesem primären Boden der organischen Gestaltung konnten die Mechanomorphosen ihrerseits als secundäre Gestaltungsursachen eingreifen<sup>1)</sup>.

Die einzige Aufgabe des natürlichen Systems ist, oder sollte doch sein, uns ein klares Bild der phylogenetischen Gruppen oder Stammbäume zu geben; dies kann aber nur dann geschehen, wenn die Diagnosen der Gruppen und Untergruppen rein morphologisch gegeben werden und dies wird um so besser gelingen, je mehr die Forschung dahin gelangt, die physiologischen Merkmale, speciell die Mechanomorphosen auszuschliessen. — Wenn in der darwinistischen Litteratur vielfach gerühmt wird, dass erst durch den Darwinismus das natürliche System einen Sinn bekommen habe, so ist das ein Irrthum; der Sinn des natürlichen Systems<sup>2)</sup> hat eben nichts mit der Selectionslehre Darwin's zu thun; diese letztere ist ein Theil der

---

1) Ich denke mir das so, wie etwa in der Baukunst der Stil das Primäre die nach diesem Stil hergestellten nützlichen Räume des Gebäudes das Secundäre genannt werden kann.

2) Auf Grund der Selection ist überhaupt nicht einzusehen, wie ein nat. System mit seinen Klassen, Ordnungen, Familien Gattungen entstanden sein könnte; weit näher läge für die Selectionslehre, dass das gesammte Pflanzen- (und Thier-) Reich ein Haufen zahlreicher kleiner, gleichwerthiger Verwandtschaftsgruppen, etwa solcher wie Species mit ihren Varietäten, wäre; für die Existenz der grossen Verwandtschaftsgruppen fehlt der Selectionstheorie, also auch dem Darwinismus, jeder Erklärungsgrund.



Physiologie — das natürliche System, das Resultat der vergleichenden Morphologie.

Der Gedanke der Mechanomorphosen, wie ich ihn darzustellen versucht habe, beruht ebenso sehr auf einer durchgreifenden Kenntniss der Physiologie, wie der phylogenetischen Systematik; aus den allgemeinsten Gesetzen der Physiologie gewinnt man die Ueberzeugung, dass aus der Reaction der allgemeinen Pflanzensubstanz gegen äussere Einflüsse nothwendig gewisse Gestaltungen (z. B. die Bary- und Photo-morphosen) hervorgehen müssen, dass aber auf diesem Wege die morphologischen Unterschiede der phylogenetischen Gruppen nicht erklärt werden können; die oft sehr augenfälligen und merkwürdigen Formänderungen, welche die Adaptationen erzeugen, gelten nur für enge Verwandtschaftskreise und sind Gegenstand der Selectionslehre<sup>1)</sup>.

Würzburg, 5. April 1894.

---

1) Wenn ich mir auf zoologischem Gebiet ein Urtheil zutrauen dürfte, so möchte ich glauben, dass im Thierreich die Mechanomorphosen eine noch bedeutendere Rolle spielen, als im Pflanzenreich.

---

# Die Morphologie der Cabombeae und Nymphaeaceae.

Von  
Marian Raciborski.

Die gewöhnlich zu einer Familie zusammengeworfenen Cabombeae, Nymphaeaceae und Nelumboneae sind sehr ungleichmässig bekannt. Während die Morphologie von *Nelumbo* verhältnissmässig am genauesten bekannt ist und die Nymphaeaceae eine sehr umfangreiche, wenn auch zersplitterte Litteratur besitzen, wissen wir über den Bau der Cabombeae sehr wenig.

In der vorliegenden Abhandlung habe ich versucht, die Morphologie der Sprosse und Blüthen der Cabombeae und Nymphaeaceae auf Grund der Entwicklungsgeschichte darzustellen. Die Nelumboneae habe ich ganz weggelassen, da sie einerseits nur sehr wenig mit den beiden mich beschäftigenden Familien verwandt sind und auch mein Untersuchungsmaterial — auf *N. speciosum* beschränkt — nicht reich genug war. Dagegen konnte ich bei den Cabombeae und Nymphaeaceae nicht nur die reichen Schätze des Münchener botanischen Gartens benutzen, sondern auch das Alkoholmaterial, welches Prof. Goebel auf seinen Tropenreisen gesammelt hat.

Die Arbeit wurde in dem hiesigen pflanzenphysiologischen Institut durchgeführt, und ich benutze diese Gelegenheit, um dem Director desselben, Prof. Dr. K. Goebel, nicht nur für die mir zur Verfügung gestellten Pflanzen und Materialien, sondern besonders auch für das Interesse, das er meinen Arbeiten entgegenbrachte, und für seine tagtäglichen Rathschläge und Anregungen herzlichst zu danken.

München, 26. Februar 1894.



# I. Cabomba.

Von den fünf bekannten Cabombaarten, die sämmtlich Bewohner Amerikas sind, konnte ich nur *Cabomba aquatica* Aubl. eingehender untersuchen. Prof. Goebel übergab mir zu diesem Zwecke sein in Britisch-Guiana gesammeltes Alkoholmaterial, ausserdem habe ich viele lebende Pflanzen des botanischen Gartens in München untersucht. Die vier anderen Arten der Cabomba, von welchen *C. Piauiensis* Gardr. und *C. caroliniana* A. Gray mir in Herbarexemplaren zur Verfügung standen, unterscheiden sich nur sehr unbedeutend von der *C. aquatica* (das wichtigste Unterscheidungsmerkmal liefert die Farbe der Kelch- und Kronenblätter, welche bei *C. aquatica* gelb, bei *C. caroliniana* weiss, bei *C. Piauiensis* und *C. Warmingii* Casp. röthlich-violett sind) und scheinen, soweit man nach dem dürftigen Herbarmaterial zu beurtheilen vermag, in ihrem morphologischen und anatomischen Baue sich eng an die *C. aquatica* anzuschliessen.

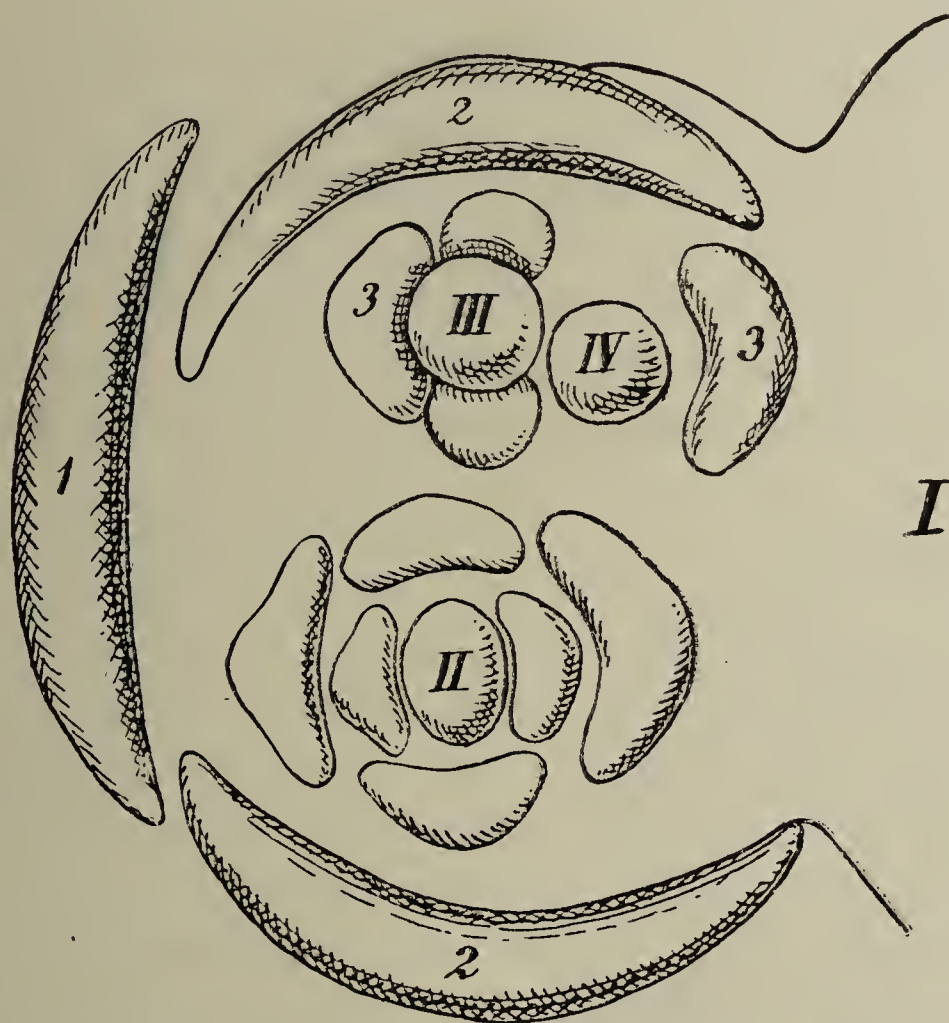


Fig. 1. Vegetationsspitze eines Rhizoms der *Cabomba aquatica*.

Ueber den morphologischen Bau der Cabomba wissen wir sehr wenig, und manche von diesen spärlichen Angaben sind nicht richtig. Wie Goebel (I, p. 308) berichtet hat, besitzt Cabomba „einen aufrechten Wurzelstock, von welchem zahlreiche dünne Wurzeln ent-

springen; dicht gedrängt an diesem Wurzelstock stehen auch die fluthenden, oft beträchtliche Länge erreichende Stämme.“ An dem Rhizom sitzen gegenüberständig ganz kleine, lanzettliche, am Rande etwas eingeschnittene Niederblätter. Die fluthenden Sprosse entstehen scheinbar in den Achseln dieser Niederblätter, die Untersuchung der Vorgänge an der Vegetationsspitze zeigt jedoch, dass das Rhizom sympodial gebaut ist. Die Art des Entstehens des sympodial gebauten Rhizoms demonstriert die Figur 1.

Der erste fluthende Spross (I) besitzt zwei gegenüberstehende Niederblätter (von denen in der Figur nur eines gezeichnet ist), in der Achsel eines Niederblattes entwickelt sich rasch ein Achselspross (II), mit den ersten Niederblättern (2, 2), in der Achsel von  $b_{II}$  hat ein dritter fluthender Spross ein Paar von Niederblättern (3, 3) und noch höher die Anlagen dreier Laubblattquirle angelegt. Zwischen dem Spross III und seinem Niederblatt 3 hat ein Flächenwachsthum stattgefunden, so dass die Niederblattanlage zur Seite geschoben wird, um einem neuen Sprossprimordium (IV) Platz zu machen.

Die ersten Internodien der fluthenden Sprosse wachsen sehr wenig in die Länge und bilden auf die beschriebene Weise das mit Niederblättern bedeckte Rhizom, dagegen verlängern sich die späteren Internodien sehr bedeutend und bilden normale untergetauchte Blätter.

Die meisten der zu diesem Zwecke untersuchten Rhizome zeigten den beschriebenen schraubelartigen Bau, in einem Falle zeigte jedoch die Vegetationsspitze eine wickelartige Verkettung der einzelnen Glieder.

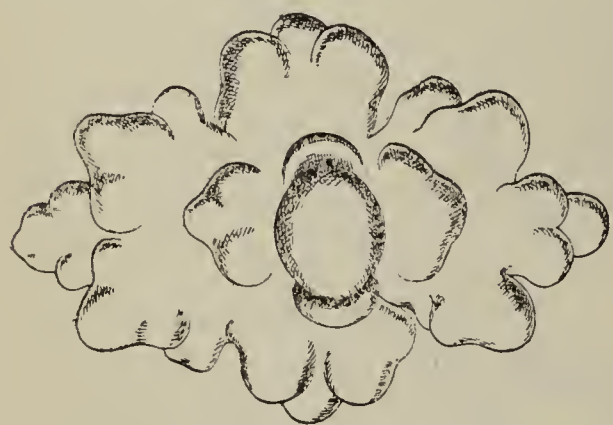


Fig. 2. Die Vegetationsspitze eines nicht blühenden, fluthenden Sprosses der *Cabomba aquatica*.

Die untergetauchten Sprosse tragen zuerst decussirte, tief eingeschnittene untergetauchte Blätter. In der Achsel eines Blattes des Quirles ist immer ein Seitenspross angelegt, der an kräftig wachsenden Pflanzen sich rasch entwickelt.

Beobachtet man die Seitensprosse an längeren Sprossen, so ist häufig zu bemerken, dass dieselben immer an dieselbe Seite (d. i. immer rechts oder links) fallen. Solche Sprosse könnte man bei oberflächlicher Betrachtung für sympodial, speciell schraubelartig gebaute betrachten, doch zeigt die Untersuchung der Vegetationsspitze (Fig. 2), dass in den Achseln der jüngsten Blätter noch keine Achselknospen angelegt



sind, dass die fluthenden Sprosse monopodiai sind. Dieselbe Figur zeigt die ersten Entwicklungsstadien der untergetauchten Blätter. Die primären Blattabschnitte entstehen basipetal, die secundären wieder basipetal. Die Lacinien entstehen nicht genau in einer Ebene, aber bald auf der oberen, bald auf der unteren Seitenkante des Blattprimordiums.

Die ausgewachsenen, untergetauchten Blätter sind drei- bis siebenmal fingerartig eingeschnitten, die Abschnitte theilen sich gewöhnlich fiederartig (manchmal unregelmässig) in immer dünnere, ganz schmale Lacinien. In den polygonalen Epidermzellen sind Chlorophyllkörner mit kleinen Stärkekörnern zu sehen. Unter der Spitze der Lacinien auf der Unterseite, manchmal auch auf der Oberseite, finden sich vereinzelt (1—3) Wasserspalten, zwischen den Parenchymzellen verlängerte Exkretschläuche.

Nachdem die fluthenden Sprosse eine an verschiedenen Sprossen verschiedene Anzahl von untergetauchten Blättern gebildet haben, bilden sie endlich Blüthen, und die spiralig gestellten, schwimmenden schildförmigen Blätter, wobei die Gestalt der Vegetationsspitze sich total verändert. Schon an der Höhe des obersten untergetauchten Blattquirles entsteht häufig eine Blüthe, oder wenigstens eine Blütenknospe, die vielfach abortirt. Diese Blüthe entsteht an der Höhe der Insertion des Blattquirles, aber nicht in der Achsel eines Blattes, wo später eine Achselknospe ausgebildet wird, sondern seitlich, als extraaxillärer Spross. Höher kommen nur Schwimmblätter zur Ausbildung mit den seitlich von ihrer Basis an dem Hauptspross inserirten Blüthen. Die Angaben der Autoren, z. B. Baillon, Caspary, Eichler, dass die Blüthen axillar sind, sind nicht richtig.

In der Achsel jedes schwimmenden Blattes ist schon früh eine Axillarknospe angelegt, welche sehr lange ruhend bleiben kann und nur die Anlagen weniger Blattquirle bildet. Nach dem Verblühen und Lostrennen des schwimmenden Sprosses treiben diese Achselknospen aus, indem ihr unterstes Blattpaar zu Niederblättern, die höheren zu fluthenden Blättern werden. Es treten also bei Cabomba, wie bei vielen anderen Wasserpflanzen, in dem Blüthenstande selbst die vegetativen Bereicherungssprosse auf. Seitlich von dieser Achselknospe, auch seitlich von der Insertion des betreffenden Blattes, steht eine trag- und vorblattlose Blüthe.

Ueber diese ungewöhnliche Anschlussweise der Cabombablüthen gibt die Entwicklungsgeschichte des Vegetationspunktes (Fig. 3) folgenden Aufschluss.

Dicht gedrängt entstehen nach einander unter der Vegetationspitze Blatt und Blüte in spiraliger Anordnung, so dass ungefähr

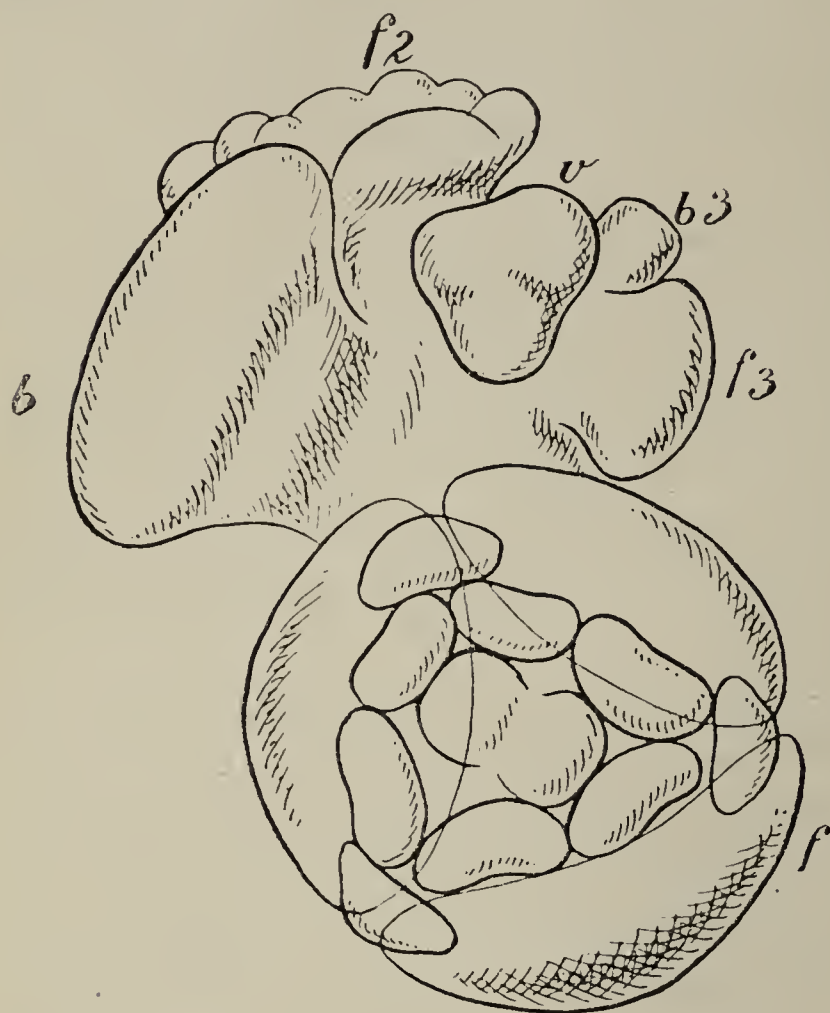


Fig. 3. Die Vegetationsspitze eines schwimmenden, blühenden Sprosses der *Cabomba aquatica*.

über dem Blatt 1 die Blüte 6 zum Vorschein kommt. Von einer Achselstellung der letzten ist auch an der Vegetationspitze nichts zu sehen; sie entstehen im Verlaufe derselben Spirale wie die Blätter, später aber verlängern sich die über den Blüten stehenden Internodien sehr bedeutend, während das nächst unter der Blüte liegende Internodium sich gar nicht

streckt, so dass in entwickeltem Zustande je ein Blatt und eine Blüte auf derselben Höhe des Sprosses stehen, von den benachbarten Paarlingen

durch lange Internodien getrennt.

Erst nachdem 2—3 Blüten und Blätter unter der Sprossspitze angelegt sind, entwickelt sich in der Achsel des nächst tiefer stehenden Blattes eine kleine Achselknospe, von welcher schon oben die Rede war. Aus diesen Achselknospen entwickeln sich anfangs nur die fluthenden Sprosse. Bewurzelt sich ein solcher, so treibt eine Achselknospe des Niederblattes einen Seitenspross von demselben Baue, und auf solche Weise entstehen neue sympodiale Rhizome.

Aus dem Vergleich der Fig. 2 mit 3 ist zu ersehen, dass schon die allerersten Anlagen der fluthenden und schwimmenden Blätter sehr verschieden sind und nichts Gemeinsames haben.

Die Schwimmblätter sind schildförmig, mit einer aus 2 Zelllagen bestehender Pallisadenschicht, sehr zahlreichen Luftspalten auf der Blattoberseite, ohne Wasserspalten auf der Blattunterseite, dagegen mit zahlreichen schleimbildenden, exkretführenden Haaren.

Dass es nicht die grössere Menge von Sauerstoff ist, welche die Bildung der Schwimmblätter hervorruft, beweist eine 6 Monate lang



fortgesetzte Cultur der untergetauchten Sprosse von Cabomba in der Luft. Es bildeten sich immer mehr verkümmerte, kleine, weniger getheilte Blätter, ohne Luftspalten, dagegen mit Chlorophyll in der Epidermis und mit Wasserspalten.

Das Blütenprimordium ist von dreieckiger Form, die Ecken wachsen zu den Kelchblättern aus, mit welchen alternirend drei viel kleinere Höcker, die Kronenblattprimordien entstehen. Die Orientirung des Kelches zur Sprossachse ist so, dass ein Kelchblatt nach vorne, zwei seitlich fallen. Zwischen den Kronenblättern entstehen je zwei Staubblatthöcker, die gleich die Breite der Kronenblattprimordien erlangen und einen fast geschlossenen Ring bilden. In der Mitte dieses Ringes bilden sich in allen den zahlreichen von mir untersuchten Knospen nur 2 Carpelle, so dass eines vorne, das andere hinten über dem Kronenblatte steht.

Nach Caspary sollen die Staubblätter zwei mit einander und mit den Kronenblättern alternirende Quirle bilden, nach Baillon soll jedes Staubblatt dedoublirt sein. Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass beide Anschauungen unrichtig sind; die allerersten Anlagen der Staubblätter sind schon getrennt, und ich sehe keinen Grund, in diesem Falle ein congenitales Dedoublement anzunehmen.

Am Querschnitt einer jungen Anthere sind in den Antherenfächern nur eine oder zwei Pollenmutterzellen zu sehen. Die Archesporzellen verwandeln sich in den meisten Fällen direct zu den Pollenmutterzellen, nur in manchen tritt nachher noch eine Theilung ein. Um die Pollenmutterzelle sind nach aussen vier Zellschichten vorhanden, d. i. die Epidermis, zwei Schichtzelllagen und die Tapetenzellenlage. Die Tapetenzellen lösen sich sehr früh auf, nachdem vorher in den meisten durch Fragmentation 2 Kerne entstanden sind, die innere Schichtzelllage wird ebenfalls frühzeitig aufgelöst, während die äussere zum Endothecium wird. Die fibrös verdickten Endotheciumzellen sind etwas gestreckt, ihre Kerne lagern auf der inneren Seite, die Verdickungen sind verholzt.

Die Pollenkörner sind von ellipsoidischer Gestalt, mit einer Längsfalte, die Exine hat schwach vorspringende, zahlreiche, parallele, längst verlaufende Verdickungsleisten. Bei einer tieferen Einstellung des Mikroskopes ist noch in einer tieferen Exineschicht eine dichte Körnelung zu sehen.

Die Antherenfächer sind im Archesporstadium an den vier Kanten des Stamen vertheilt. Später wächst das Connectiv auf der inneren Seite etwas stärker in die Breite, so dass die Antherenfächer der

äusseren Kante mehr gegen die Mitte verschoben werden, und die reifen Antheren seitlich extrors sind.

Ueber die Anheftungsweise der Eichen von Cabomba besitzen wir schon die Angaben von Caspary und ausführlichere von Strasburger. In jedes Fruchtblatt treten drei Gefässbündel, ein dorsales, welches bis zur Narbe verläuft und in den von mir untersuchten Fällen keine Anastomosen mit den seitlichen bildet, und zwei Randnerven. Die beiden seitlichen senden ein Aestchen zu den zwei seitlich in der Nähe der dorsalen Seite inserirten Eichen, vereinigen sich höher an der Bauchseite und treten als ein gemeinsames Bündel in das dritte, hoch an der Bauchseite inserirte Ovulum.

Die Entwicklungsgeschichte des Embryosacks zeigt nichts auffallendes. Eine hypodermale Zelle des Nucellarscheitels schneidet zuerst eine, später noch eine andere Zelle nach Aussen. Die unterste dieser drei Zellen wird zum Embryosack, indem sie die oben gebildeten Schichtzellen und noch manche seitliche Zellen verdrängt. Die Epidermzellen theilen sich am Nucellusscheitel in 2—3 Zellreihen, an welche der junge Embryosack unmittelbar anstösst.

Mit den ersten Theilungen der Embryosackmutterzelle wachsen die Integumente nach aussen, von welchen jedes aus nur 2 Zelllagen gebildet wird, bis zum Scheitel des Nucellus hervor. Im Embryosack treten ganz normal die Kerntheilungen, die zur Bildung des aus 2 Synergiden und der Eizelle gebauten Eiapparates, der beiden primären Endospermkerne und der drei Antipodenkerne führen. Der Embryosack verlängert sich dann noch mehr gegen den Scheitel des Nucellus, zerdrückt die ihn bedeckende Epidermzelle und endet unter der engen Mikropyle. Die ganze Ovarhöhle ist mit einer dünnen Schleimhülle ausgekleidet, die sich hoch in den Griffel fortsetzt, aber nicht bis zur Narbe reicht.

In den geöffneten protogynen Blüthen sind die Kelch- und Kronenblätter intensiv gelb gefärbt. In ihren Zellen sind sehr zahlreiche, kleine, Carotin enthaltende Chromatophoren vorhanden (Jod gibt eine grünliche, Salzsäure ebenso, Schwefelsäure tiefblaue Reaction). Die Kronenblätter haben an der Basis zwei mehr verdickte Anhängsel, die intensiv gelb gefärbt sind und in ihren Zellen zahlreiche Oeltröpfchen enthalten. Davon, dass sie als Nectarien thätig sind, konnte ich mich nicht überzeugen; eine Behandlung mit Thymol-Schwefelsäure oder  $\alpha$ -Naphthol-Schwefelsäure gab keine deutliche Kohlenhydratreaction. In den Zellen der mit Myriophyllin- (so nenne ich den von mir vor kurzem aus Trichomen der Myriophyllumarten und vieler anderen Wasserpflanzen beschriebenen, leider chemisch unbekannten, dem



Phloroglucin wahrscheinlich verwandten Körper) haltigen, schleimbildenden Haaren bedeckten Fruchtblättern sind zahlreiche (1—8) Oeltropfen vorhanden.

Eine befruchtungsfähige Samenknospe zeichnet sich durch die mächtige Entwicklung des Nucellusgewebes aus. Nach der Befruchtung vergrössern sich die Nucelluszellen sehr bedeutend, ihre Kerne wachsen stark, verändern amoebenartig ihre Gestalt, bilden in ihrem Inneren grössere Vacuolen und theilen sich in zahlreichen Zellen direct durch Fragmentation. Dabei scheint in diesen Kernen kein Nucleinzuwachs stattzufinden, das Chromatingerüst ist locker und weitmaschig. In diesen Perispermzellen sammeln sich grosse Mengen von Stärke und Proteinsubstanzen (Vanillin mit Schwefelsäure gibt eine tiefe Rothfärbung) und durch diese Substanzen werden die Kerne endlich so zerdrückt, dass sie in reifen Samen nur als ein stark tingirbares, kyanophiles Netz ganz dünner zwischen den Stärkekörnern liegender Stränge zu sehen sind.

Die Endospermkerne theilen sich nur wenig, das Endosperm umgibt als dünne Lage den kleinen aus 2 kurzen Cotyledonen einer Plumula und Radicula gebildeten Embryo.

Die reifen Samen werden lange von den Fruchtblättern bedeckt. An der Samenschalenbildung betheiligen sich die beiden Integumente. Die Epidermzellen des äusseren Integumentes wachsen schon vor Befruchtung ein wenig kegelförmig nach aussen, viel stärker erst nach der Befruchtung, ihre radialen Wände krümmen sich bei starkem Flächenwachsthum wellenartig, mit denen der benachbarten Zellen verzahnt, dabei verdickt sich ihre Membran. Die Membran differenzirt sich in 2 Schichten, eine innere, gelbliche, dicke, lammellirte, verholzte, mit zahlreichen dünnen Canälen, die namentlich an der inneren und radialen flachen mächtig entwickelt ist, und in eine äussere farblose, von ganz dünner Cuticula überzogene ungeschichtete äussere Lamelle, die mit Chlorzinkjod eine schwache blaue Reaction gibt, keine Schleimreactionen liefert und an der Spitze der papillenartig ausgezogenen Epidermzellen am mächtigsten entwickelt ist. In diese Celluloseschicht ragen von der verholzten Membran zahlreiche schmale, aber ziemlich lange Zapfen hinein, die immer über einen Tüpfel dieser Membran ihren Ursprung haben.

Die Keimung der Samen ist von G o e b e l beschrieben. Die Cotyledonen bleiben — wie bei allen Nymphaeaceen — in den Samen stecken, die Blätter des ersten Quirles sind lineal, die der folgenden Quirle in Lacinien zerschnitten.

## II. *Brasenia* Schreb.

*Brasenia Schreberi*, die einzige jetzt lebende Species der Gattung (fossil sind noch andere bekannt), bewohnt alle Welttheile mit Ausnahme Europas. In dem morphologischen Baue zeigt sie sehr viel Uebereinstimmung mit *Cabomba*, von welcher sie aber durch Mangel der getheilten Blätter, grössere Zahl der Staub- und Fruchtblätter, dorsale Insertion der Eichen scharf geschieden ist.

Ueber den morphologischen Bau der *Brasenia* besitzen wir einige Angaben von Welwitsch in Caspary (p. 313) und Schrenk. Die Beobachtungen Schrenk's, welcher mehr als ein anderer Gelegenheit hatte, die Pflanze lebend zu untersuchen, stimmen mit den meinigen nicht ganz überein, doch will ich sie hier wiedergeben, da sie die einzige Beschreibung alter Stöcke unserer Pflanze liefern.

„What is described in the manuals as the creeping rootstock, is really a system of runners that proceed from the rhizoma proper. This must be rarely fully developed, for although I repeatedly searched for it carefully, I could find only few specimens. They were only from two to four cm. long and up to one cm. thick, and had very short internodes, so that they appeared covered with the scars caused by the falling off of petioles and stems of former seasons. From the rootstock proper grow the leaves and in their axils the stems. Many of the latter develop into stout runners, creeping on the surface of the ground, with internodes up to 35 cm long and 8 mm thick. At the nodes the runners send out roots, usually in two lateral groups, also leaves, and vertical stems bearing leaves und flowers, besides, branches that develop into runners, forming frequently an extensively ramified system.“

Ich selbst konnte nur jüngere Pflanzen untersuchen, deren Rhizome noch nicht eine so bedeutende Dicke erreicht haben; von Laubblättern konnte ich an denselben nichts bemerken, dagegen aber fand ich ganz kleine schuppenartige farblose, lanzettliche Niederblätter, die stets einem aus dem Rhizom herauswachsenden fluthendem Sprosse gegenüberstehen.

Die Seitenansicht der Vegetationsspitze des Rhizoms zeigt uns, dass zwischen dem Sprosse und dem Niederblatte ( $n$ ) ein sehr starkes Wachsthum in die Breite stattgefunden hat, und ein flach gewölbter Achselspross von sehr breiter Basis ist schon gebildet, der auf seiner Spitze den Vegetationspunkt mit einer schon ausgebildeten Niederblattanlage ( $n_1$ ) zeigt. Der fluthende Spross hat in der Achsel seines ersten Laubblattes auch eine Achselknospe gebildet. Da die



das Sympodium bildenden fluthenden Sprosse immer nur nach einer Seite fallen, so resultirt eine Schraubel, ähnlich wie bei Cabomba, wo aber die Niederblätter des Rhizoms gegenüberständig, nicht spiralig angeordnet sind. In keinem Falle habe ich am Rhizom die von Schrenk (p. 29) erwähnten Laubblätter gefunden.

Denselben sympodialen Bau zeigt auch der Verlauf der Leitbündel im Rhizom. Es sind ebenso in den verkürzten Internodien des Rhizoms, als in den verlängerten der fluthenden Sprosse nur zwei Leitbündel vorhanden, die je einen mit einander höher verschmelzenden Ast in die Niederblätter einsenden. Bevor sich die beiden dem Niederblatte zulaufenden Leitbündel vereinigen, entspringt von jedem ein Ast, welcher in den Achselspross, also in Fortsetzungsspross des Sympodiums einläuft.

An den fluthenden Sprossen stehen die Blätter in spiraliger Reihenfolge, durch lange Internodien getrennt. Die ersten Blätter der fluthenden Sprosse sind untergetaucht, ohne Luftöffnungen und Pallisadenparenchym, auch etwas kleiner als die Schwimmblätter, mit welchen sie sonst in der Gestalt wie in der Chlorphylllosigkeit der Epidermzellen übereinstimmen. Auf der Blattunterseite beider Blattgestalten, nahe am Rande unter den letzten bogenartig verlaufenden Leitpündelverbindungen stehen die winzig kleinen Wasserspalten zu kleinen Gruppen vereinigt. Die Schwimmblätter besitzen eine sehr hohe Schicht der oberen Epidermzellen, deren Wände in verticaler Richtung stark gewellt sind, zahlreiche Luftspalten oben, eine Pallisadenschicht die aus 4—6 Zellreihen besteht, Schwammparenchym unten, an der unteren Epidermis die bekannten Schleimhaare.

In den Achseln der fluthenden wie schwimmenden Blätter ist stets eine Achselknospe angelegt, die manchmal zu einem gewöhnlichen Seitenspross auswächst, manchmal aber sich bewurzelt und ein neues sympodiales Rhizom bildet. Der Anschluss der Braseniablüthe ist ebenso wie bei Cabomba extraaxillär, seitlich vom Ansatz der Blätter, aber auf derselben Höhe.

Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass wie bei Cabomba die Blüthe seitlich von dem Blatte angelegt wird (Fig. 4) und auch in keinem genetischen Verhältnisse zu der sehr früh angelegten Achselknospe steht, wobei aber die Entstehung der Blüten und Blätter auf derselben Spirale nicht so deutlich wie bei Cabomba ist.

Die Entwicklungsgeschichte der Trag- und Vorblattlosen Blüten habe ich an dem von Prof. Goebel in Tapakooma (Britisch-Guiana 1891) gesammelten Materiale studirt. Ebenso wie bei Cabomba

entstehen zuerst zwei trimere, alternirende Kreise der Kelch- und Kronblätter, wobei ein Kelchblatt vorne, zwei seitlich nach hinten fallen. Weiter an dem in die Breite wachsenden Blütenboden entstehen zahlreiche Staubblätter, die in mehr ausgewachsenen Knospen



Fig. 4. Die Vegetationsspitze eines blühenden Sprosses der *Brasenia*.

zu zwei Reihen angeordnet erscheinen, endlich sechs Fruchtblätter in zwei trimeren, alternirenden Quirlen. In der Literatur von Asa Gray bis zu Caspary sind zahlreiche Angaben zu finden, dass die Zahl der Kelch- und Kronblätter zuweilen vier ist, die Zahl der Stamina manchmal nur zwölf, die der Carpellen zwischen 4 bis 18 variirt. Ich selbst konnte keine solche Fälle beobachten, doch scheint mir die Ursache

nur in der Dürftigkeit meines Materiales zu liegen, da sonst die Pflanzen von Britisch-Guiana mit den nordamerikanischen und den in Gärten cultivirten ganz übereinstimmen.

Weil der Mangel an Material mir nicht erlaubte, die Folge des Auftretens der Staubblattanlagen in allen Stadien untersuchen zu können, so habe ich versucht, dieselbe aus dem Verlaufe der Leitbündel an Serien von Querschnitten zu entziffern. Es scheint mir in hohem Grade wahrscheinlich zu sein, dass bei *Brasenia* wie bei *Cabomba*, welche ich zu diesem Zwecke untersucht habe, die Aufeinanderfolge der Leitbündel in der Blütenregion der Folge der Anlagen der betreffenden Blattprimordien entspreche.

In den Stamminternodien sind zwei Leitbündel vorhanden, die an der Höhe der nodialen Linie zu einem Ringe verschmelzen, von welchem ein Leitbündel zum Blatte, drei in den Blütenstiel entsandt werden. Diese drei Leitbündel verschmelzen an der Höhe des Blütenbodens zu einem Ringe, von welchem mehrere alternirende Leitbündelquirle in die Blumenblätter eintreten. Zuerst drei, mit denen des Blütenstieles alternirende in die Kelchblätter, höher wieder drei mit den vorigen alternirende zu den Kronenblättern, welche sich in den Petalen fiederig verzweigen. Mit den Kelch- und Kronenblätterleitbündel alternirend, treten 6 Leitbündel in die ersten Staubblätter. Bis zu diesem Punkte stimmt die Entwicklung der *Braseniablüthe*



vollständig mit der der *Cobomba* überein; nun treten aber bei *Brasenia* immer neue Staubblattquirle hervor, und zwar in dem gewöhnlichsten Falle, welchen ich auch zum Diagramme der Pflanze benutze, so, dass ein nächster trimerer Kreis zu den drei über den Kronblättern stehenden Staubblättern geht; alternierend mit diesen kommen drei Leitbündel, die sich im weiteren Verlaufe gabeln, zu den sechs über den Kelchblättern stehenden Staubblättern. Mit diesen und denen des vorigen Quirles alternieren die sechs Leitbündel des vierten Staubblattkreises, über denen des dritten entspringen noch die drei des fünften und letzten Staubblattquirles. Die Staubblattanlagen verschieben sich wahrscheinlich durch Wachstum des Blütenbodens so, dass in erwachsenen Knospen die drei ersten Kreise zusammen zu einem äusseren (in dem beschriebenen Falle 15gliederigen) Quirle, die der zwei letzten zu dem inneren 9gliederigen Staubblattquirle angeordnet erscheinen.

Mit den letzten Staubblättern alternieren die drei äusseren Fruchtblätter, mit diesen die drei des inneren Carpellkreises.

Die mit Hilfe des Gefässbündelverlaufes reconstruierte Aufeinanderfolge der Staminalkreise habe ich in dem beigegebenen Diagramm, welches einen mit Camera gezeichneten Querschnitt einer Knospe darstellt, mit den Zahlen der Reihenfolge der Bündelkreise angedeutet (Fig. 5).

Die ganz jungen Staubblätter sind am Querschnitt rechteckig, mit einem Leitbündel in der Mitte und einem seichten Einschnitt vorne. An den Kanten bildet sich eine hypodermale Zellreihe auf dieselbe Weise, wie bei *Cabomba*, zu einer Archessorreihe, indem sie nach aussen zwei Schichtzelllagen und eine Lage der Tapetenzellen abschneidet. Die Tapetenzellen gehen rasch zu Grunde, ohne in die Höhe zu wachsen, ebenso die innere Schichtzelllage, die äussere Schichtzelllage verwandelt sich zu dem fibrösen Endothecium, die Epidermzellen bleiben erhalten und ihre äussere Membran wird mit längsverlaufenden (ähnlich wie z. B. bei manchen Mimoseen), niedrigen Leisten verdickt.

An Längsschnitten gesehen, besteht das Archespor aus nur einer Zellreihe, oder es theilt sich die eine oder andere Zelle, bevor sie

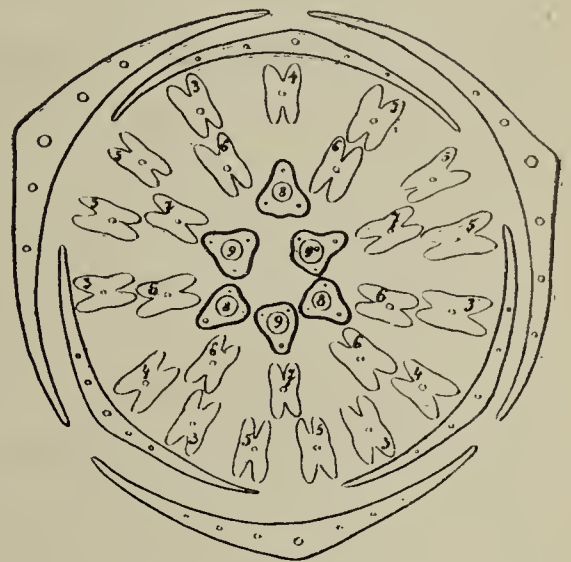


Fig. 5. Querschnitt einer Blütenknospe der *Brasenia Schreberi*.

zur Pollemutterzelle wird. Die Exine der Pollen ist mit parallelen Rippen versehen, die nicht so deutlich wie die der Cabombapollen sind.

Während bei Cabomba die innere Connectivseite etwas stärker wächst, als die äussere und so die Antheren zwar seitlich, aber nach aussen aufspringen, findet ein solcher Unterschied im Wachsthum der Connectivseiten bei Brasenia nicht statt und die reifen Antheren springen seitlich oder ein wenig nach innen auf. Der in systematischen Handbüchern vielfach betonte Unterschied im Aufspringen der Antheren, bei Cabomba extrors, bei Brasenia intrors, ist in Wirklichkeit ein sehr unbedeutender.

Die dorsale Anheftungsweise der Eichen, welche Brasenia nur mit einer Resedaceae: *Astocarpus sesamoides* gemein hat, ist schon mehrfach erwähnt worden. Der ausführlichen Beschreibung Strasburger's (p. 57) habe ich nichts hinzuzufügen. Das in die Carpelle tretende Leitbündel theilt sich entweder gleich in drei Aeste, einen dorsalen und zwei seitliche, oder gibt anfangs nur einen Bauchast ab, welcher etwas höher sich in die beiden Randnerven gabelt. Die beiden Eichen stehen genau an der Dorsallinie und erhalten zu ihrem Leitbündel nicht nur Zweige des dorsalen, sondern auch der Seitenbündel. Die Entwicklungsgeschichte der hängenden anatropen Eichen stimmt genau mit derjenigen bei Cabomba aquatica überein, mit der alleinigen Ausnahme, dass das äussere Integument nicht aus zwei, sondern aus vier bis fünf Zellschichten gebildet wird; ebenso stimmt die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, welcher auch hier aus der untersten der drei in einer Reihe liegenden, aus einer hypodermalen Zelle gebildeten, Zellen entsteht.

Die Carpelle sind ebenso wie die Kelch-, Laubblätter und die Internodien dicht mit Myriophyllin enthaltenden, schleimbildenden Haaren bedeckt, die Ovarhöhle wie bei Cabomba mit einer dünnen, schleimigen Schicht überzogen. Zum Studium der Veränderungen der befruchteten Eichen fehlte mir das Material, das Perisperm der Embryo und Endosperm scheint jedoch, nach den reifen Samen zu urtheilen, sich ganz ähnlich wie bei Cabomba zu bilden. Auch der Bau der Samenschale ist ganz ähnlich, nur sind die Epidermzellen des äusseren Integumentes nur sehr wenig nach aussen ausgezogen, dagegen noch mehr verdickt. Ich will hier diese Verhältnisse nicht näher beschreiben, da in der vor Kurzem erschienenen Abhandlung von Weberbauer dieselben richtig beschrieben und abgebildet sind.

Die Keimung der Braseniasamen hat Caspary beobachtet und zweimal beschrieben. Das erste Blatt des Keimlings ist pfriemen-



förmig, das zweite (nach Angabe in *Flora brasiliensis* p. 137) langgestielt und herzförmig, die späteren schildförmig. Die Entstehung des Rhizoms einer keimenden Pflanze ist nicht bekannt.

Es bleiben mir noch die von Schrenk (l. c.) beschriebenen Ausläufer zu erwähnen. An den Pflanzen, die ich lebend untersuchen konnte, treten an den dicken, gelben, chlorophylllosen, lange Internodien besitzenden, horizontal am Boden liegenden Ausläufern immer die Rhizome aus den Achseln der schon abgefallenen Blätter. Ebensolche, obwohl jüngere Rhizome, treten auch in den Blattachsen der mit dem primären Rhizom noch zusammenhängenden Sprosse auf. Ich bin der Meinung, dass nach dem Verblühen, wenn die blühenden Sprosse zu Boden sinken, sie sich in den Knoten bewurzeln und secundäre Rhizome aus den Blattachsen austreiben; dann nehmen die langen Internodien die den Ausläufern ähnliche Beschaffenheit an, füllen sich mit schönen, grossen Stärkekörnern, verlieren ihr Chlorophyll und dienen der Pflanze als Reservestoffbehälter, ähnlich wie die Rhizome von *Nelumbo*. An den 15 lebenden *Braseniasprossen*, die ich untersucht habe, waren andere Ausläufer nicht vorhanden.

### III. Nuphar.

Die Morphologie der gelben Wasserrose ist schon mehrfach Gegenstand eingehender Studien gewesen, von welchen ich besonders die von Trecul und Dutailly hervorheben möchte. Meine eigenen Untersuchungen, die ich an den Rhizomen des *Nuphar luteum*, *N. affine* Harz und *N. advena* angestellt habe, lieferten trotz der Vermuthung Schumann's, dass ein eingehendes Studium dieser Pflanze wichtige und beachtenswerthe Resultate zu Tage fördern wird — der Hauptsache nach —, nur eine Bestätigung der Beobachtungen Trecul's und Dutailly.

Die normal im schlammigen Boden des Wassers wachsenden Rhizome des *N. luteum* (oder *N. affine* aus dem Spitzingsee) stimmen in dem morphologischen Baue des Rhizoms vollständig mit der gewöhnlichen Species überein, sind dorsiventral gebaut, indem ihre Unterseite, speciell die Felder zwischen den Blattanlagen stärker als die der Oberseite in die Fläche wachsen und so den zahlreichen adventiven Wurzeln Platz machen. Jedenfalls treten auf manchen Rhizomen vereinzelt Wurzeln auch auf der Rhizomoberseite hervor. Die Dorsiventralität ist an verschiedenen Rhizomen mehr oder weniger deutlich ausgesprochen und von den äusseren Verhältnissen in hohem Grade abhängig. Die sehr tief in dem Boden wachsenden (ich habe solche

bei Seeshaupt gefunden, wo durch Rutschung eines Bachufers zahlreiche Rhizome hoch mit Erde überschüttet waren), wachsen grade nach oben und sind fast vollständig radiär gebaut. Die Stammspitze, die bei vertical wachsenden Rhizomen nach oben gerichtet ist, steht an den kriechenden Rhizomen immer in der Verlängerung des horizontalen Rhizoms, in wenigen Fällen ist sie ein wenig nach oben gerichtet, nie so stark wie z. B. bei *N. advena*.

Die Blattstellung ist an ausgewachsenen Rhizomen in Folge des stärkeren Wuchses der Rhizomunterseite vielfach nicht ganz regulär geblieben, doch lassen die Narben wenigstens auf der Oberseite die Anordnung zu zwei Parastichen einer steilen 5er- und einer 3er-Zeile erkennen. Ausserdem ist noch eine wenig geneigte 2er-Zeile zu erkennen, auf welcher die Blüthen gewöhnlich zu zwei neben einander stehen. Diese Blüthen stehen hier also, wie schon mehrfach hervorgehoben worden ist, im Verlaufe einer der Contactzeilen der Blätter.

Dass die vorblattlose Blüthe bei *Nuphar* ein Achselgebilde eines Niederblattes ist, hat schon *Trecul* richtig erkannt und abgebildet. Da diese Thatsache von *Schumann* nicht bestätigt werden konnte, so will ich erwähnen, dass ich ein als Niederblatt entwickeltes Tragblatt bei *Nuphar luteum* wie *N. affine* immer gefunden habe. Es ist als ein ganz kurzes,  $\frac{1}{3}$  bis  $1\frac{1}{2}$  mm langes, vielfach noch kleineres, halbkreisförmiges Läppchen an der vorderen Basis des Blüthenstieles ausgebildet. Dieses Niederblatt ist gewöhnlich 5 bis 8 Zelllagen dick, mit einem Leitbündel versehen, auf der Unterseite dicht mit Schleimhaaren besetzt, auf der Oberseite ohne dieselben.

Die Vegetationsspitze ist sehr breit, flach oder ein wenig vertieft. Nach Entfernung der alle junge Theile dicht bedeckenden Schleimhaare kann man die Stellungsverhältnisse der jüngst angelegten Organe gut übersehen. Im Verlaufe einer Spirale, die der Hauptreihe angehört, entstehen die Blätter und die Blüthen. Von einem Tragblatte ist an den jüngsten Blüthenprimordien noch nichts zu merken; dieses entwickelt sich, wie es die rudimentären Organe vielfach thun, erst verspätet. Das Bild einer Vegetationsspitze von *N. luteum* oder *N. affine* entspricht ganz dem von *N. advena*, wo jedenfalls die Blüthen anders als bei europäischen Species gebaut sind. Bei weiterem Wachsthum verbreiten sich die die Blatt- und Blüthenbasen trennenden Felder sehr bedeutend, die Ansatzstellen der Seitenorgane verschieben sich je nach dem ungleichmässigen Wachsthum der Ober- und Unterseite, die Tragblätter erreichen ihre definitive Grösse.



Die Stellungsverhältnisse der Blätter und Blüten an den ausgewachsenen Rhizome entsprechen in den meisten Fällen der Spirale  $\frac{8}{21}$ , manchmal  $\frac{18}{34}$ , niemals konnte ich einfachere Verhältnisse, wie solche von Trecul oder Dutailly angegeben sind, beobachten.

Im Herbst ausgegrabene alte Rhizome besitzen gewöhnlich zwei grosse Blütenknospen, die im nächsten Frühling oder Sommer zur Entwicklung kommen werden, näher der Vegetationsspitze sind aber noch zwei viel kleinere angelegt, schon für den Herbst des nächsten Jahres, oder für Frühling des dritten Jahres. Die Blüten sind gewöhnlich zwei nach einander durch ein Blatt getrennt angelegt; die gewöhnlichste Reihenfolge zeigte z. B. die folgenden Zahlen, wo die Blüten durch den Buchstaben f angedeutet sind: 1, 2,f, 3, 4,f, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18,f, 19, 20,f, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32,f, 33, 34,f, 35, 36 ..., so dass zwischen den älteren und jüngeren, je durch ein Blatt getrennten Blütenpaarlingen 8 bis 18 Blätter hervorwachsen. Es kommen aber auch vereinzelte Blüten vor, z. B.: 1, 2, 3, 4,f, 5, 6,f, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16,f, 17, 18, 19, 20 ..., oder zu drei neben einander, z. B.: 1, 2, 3,f, 4, 5,f, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19,f, 20, 21,f, 22, 23,f, 24, 25. ... Diese Verhältnisse geben uns Erklärung über die spärliche Zahl der Nupharblüten im Vergleich zu denen der Blätter.

Auf die Beschaffenheit der Laubblätter, die bei *N. luteum* und *N. affine* in zwei Formen als untergetauchte und als schwimmende erscheinen, will ich nicht eingehen, da dieser Gegenstand in den pflanzenbiologischen Schilderungen Goebel's und in dem Vortrage des Herrn Dr. Brand klar geschildert ist. Bemerken will ich nur, dass in dem Spitzingsee *Nuphar affine* im August keine neuen Schwimmblätter bildet, dass es also nicht die niedrige Temperatur ist, welche die Bildung der untergetauchten Blätter hervorruft. Die causalen Verhältnisse scheinen hier mehr verwickelt zu sein.

In den Achseln zahlreicher Blätter bilden sich Achselknospen, die sich später zu Rhizomen entwickeln. Die Blattspirale läuft an diesen Seitensprossen in umgekehrter Richtung als bei dem Hauptrhizom.

Die Blüten, die eigentlich tragblattlos angelegt sind — die Tragblätter entwickeln sich, wie oben erwähnt, erst nachträglich —, sind auch, wie bei allen Nymphaeaceen und Cabombeen, vorblattlos. Ihr morphologischer Bau ist aus den Arbeiten Payer's, Trecul's,

Dutailly's, Eichler's genügend bekannt. Der Einsatz des fünfblättrigen und nach  $\frac{2}{5}$  deckenden Kelches ist aus Eichler's Diagramm ersichtlich, nur will ich bemerken, dass das erste Kelchblatt zwar häufiger vorne links, manchmal aber auch vorne rechts vorkommt, d. h. dass die Kelchspirale entweder links- oder rechtsdrehend ist.

Die Archesporzellen bilden sich normal an den vier Kanten der jungen Anthere. Durch mehrere Theilungen bildet eine hypodermale Zellreihe 3 bis 4 Schichtzelllagen, eine Schicht der Tapetenzellen und die Archesporzellreihe. Die Archesporzellen theilen sich mehrmals, so dass am Querschnitt endlich 3—5 Pollenmutterzellen zu sehen sind. Die Schichtzelllagen mit Ausnahme der äusseren, des Endotheciums, werden zerdrückt, ebenso gehen die Tapetenzellen, die sehr wenig in die Höhe wachsen, schnell zu Grunde.

Während dieser Vorgänge wächst aus beiden Seiten der Anthere vorne ein Flügel (Goebel II p. 398), so dass später die ursprünglich seitlich angelegten Antherenfächer intrors erscheinen. Es hat also Engler (p. 303) Recht, wenn er sagt, dass man — bei *Nuphar* — der Natur durchaus keinen Zwang anthut, wenn man zwei Fächer für vordere, zwei für hintere ansieht. Dass dies aber nicht bei allen *Nymphaeaceen* der Fall ist, lehrt z. B. *Euryale ferox*.

Den Bau der reifen Pollen hat Fischer (p. 32) beschrieben, die Exine ist mit Stacheln besetzt, die Falte ist glatt.

An der Spitze des gewölbten Blütenbodens kommt ein Wirtel zahlreicher (10—16) Fruchtblätter, die kreisförmig um das Ende der Blütenaxe angeordnet sind. Sie wachsen sehr stark in die Höhe, die Samenknospen entspringen in grösserer Menge auf beiden Seiten der Ovarhöhle; ihre Entwicklungsgeschichte bietet nichts Auffallendes. Aussen zwei Integumente, beide aus mehreren Zellschichten gebildet, mächtig entwickeltes Nucellusgewebe, der Embryosack entsteht aus der untersten der drei Zellen, die aus einer hypodermalen Zelle entstehen, im befruchtungsfähigen Zustande ist er lang und schmal. Nach der Befruchtung vergrössern sich die Zellen des Nucellusgewebes sehr stark, ebenso ihre Kerne, die sich dabei manchmal direct theilen (fragmentiren); die Stärke und die Proteinsubstanzen wandern in das Perisperm und vernichten durch Druck die Zellkerne zu ähnlichen netzartigen Maschen, wie ich solche für Endosperm von *Zea Mays* beschrieben habe. Die Integumente bilden die harte Samenschale, deren Bau Arcangeli vor Kurzem beschrieben hat.

In den reifen Früchten ist die äussere grüne Schicht voll von Gerbstoffzellen, das innere parenchymatische Gewebe besitzt zahl-



reiche luftgefüllte Interzellularen, in den dünnwandigen Zellen viel Stärke, aber keinen Gerbstoff. Diese dünnwandigen Zellen scheiden nach aussen viel Schleim aus, die durch die Quellung bedingte Grössenzunahme verursacht das Zersprengen der Frucht, und zwar immer so, dass die grüne, gerbstoffhaltige Fruchthülle ganz abgeworfen wird, das innere parenchymatische Gewebe springt aber in so viele spindelförmige Säcke, als Carpelle in der Frucht vorhanden sind. Die reifen Samen hängen nun in diesen, an der Wasseroberfläche frei schwimmenden Fruchtheilen, werden durch die Strömungen im Wasser verbreitet, aber auch, wie ich Gelegenheit zu constatiren hatte, von den Fischen gefressen, welche die Samen ausspeien.

Bei der Keimung bleiben die Cotyledonen in den Samen stecken, das hypocotyle Glied verlängerte sich zu einem bis 1 cm langen dünnen Sprosse, welches auf seiner Spitze zuerst ein pfriemenförmiges, dann ein linearelliptisches, endlich herzförmiges Blatt hervorbringt. Alle diese Jugendblätter sind anatomisch ähnlich wie die untergetauchten Blätter der erwachsenen Pflanze gebaut und besitzen nahe am Rande auf der Unterfläche über den Randnerven vereinzelte Wasserspalten, und auch durch 5 Monate lang fortgesetzte Cultur solcher Keimlinge in feuchter Atmosphäre gelang es nicht, Blätter mit Luftspalten oder Pallisadenzellen zu erzielen.

Die nordamerikanische Art, *Nuphar advena*, weicht von europäischen Arten nur in wenigen Punkten ab. Die Rhizome sind sehr stark dorsiventral gebaut, der Gegensatz der unteren zur Oberseite sehr bedeutend. Die Vegetationsspitze selbst ist nach oben gerichtet. Unter den Blatt-, seltener auch unter den Blütenbasen, treten mächtige Wurzeln hervor, die jedenfalls stärker unter den Blättern als unter den Blüten sind. Auch auf der Oberseite des Rhizoms kommen hie und da vereinzelte Wurzeln hervor. Rhizom, Blätter- und Blütenstiel sind mit besonders langen Schleimhaaren besetzt; in dem Schleime findet man gewöhnlich eine reiche Flora von Bakterien und manche Thiere, manchmal Tausende von Anguillulen auf.

Das Tragblatt der Blüthe ist noch kleiner als bei den europäischen Arten und nur als ein wenige Zellen hoher Wulst ausgebildet, welcher jedoch noch spät nach dem Verblühen unter der Blütenstielnarbe sichtbar ist. Die Blüten stehen immer in den Achseln dieser Tragblätter, die Kelchblätter sind zu zwei alternirenden trimeren Kreisen geordnet, und zwar ist der Anschluss der vorblattlosen Blüthe so, dass zwei äussere Kelchblätter seitlich vorne, das dritte hinten, also der Achse zugekehrt erscheint.

Die Blüten erscheinen bei *N. advena* reichlicher als bei *N. luteum*; an den untersuchten Rhizomen zu Gruppen von 3 Blüten, die durch je ein Blatt von einander und durch 5—8 Blätter von der nächsten Blüthengruppe getrennt sind. Als Beispiel citire ich hier folgende Reihenfolge, in welcher die Blüten durch den Buchstaben f bezeichnet sind.

1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8,f, 9, 10,f, 11, 12,f, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20,f, 21, 22,f, 23, 24,f, 25, 26, 27, 28, 29, 30,f, 31, 32,f, 33, 34,f, 35, 36 . . . , wobei die Blüte 22 über dem Blatte 1 in einer Orthostiche angeordnet ist, also in der Spirale 13/21.

An den cultivirten Pflanzen konnte ich keine untergetauchten Blätter finden, auch die im Herbst angelegten besitzen Luftspalten. Die Keimung ist mir unbekannt. Die andere verwandte nordamerikanische Species, *Nuphar sagittaefolium*, besitzt ausser schwimmenden typische, grosse, untergetauchte Blätter ohne Pallisadenschicht und Luftspalten.

Mit *Nuphar* am nächsten verwandt scheint *Barklaya* Wall. zu sein, welche in zwei Arten in Pegu, Sumatra, Malakka und Borneo vorkommt. Ich kenne leider die Pflanze nur aus den Abbildungen (Wallich, Tr. Lin. Soc. XV p. 441, Tab. 18; Hooker, Ann. d. sc. nat. III Sér. 17; Hooker f. Tr. Lin. Soc. XXIII p. 157, Tab. 21), in die Cultur scheint sie nicht eingeführt zu sein. Von *Nuphar* weicht sie jedenfalls nicht nur in ihrem merkwürdigen Blütenbaue ab, sondern auch im Baue des Sprosses. Die Zeichnung Hooker's der *B. Motleyi* zeigt an langen Ausläufern herauswachsende Rhizome, ähnlich wie bei *Brasenia*.

#### IV. Nymphaea.

Von der reichsten Nymphaeaceen-Gattung *Nymphaea* konnte ich nur wenige Arten näher studiren. Die Bildung des radiär gebauten Rhizoms erfolgt in allen von mir untersuchten Fällen auf ähnliche Weise. Bei der Keimung der Samen bleiben die Cotyledonen in denselben als Saugapparate stecken, dagegen tritt die von einem aus Cotyledonarbasen herauswachsenden Haarkranz umgebene Hauptwurzel, die rasch zu Grunde geht, und das hypocotyle Glied nach aussen. Dasselbe verlängert sich mehr oder weniger und trägt an seiner Spitze zuerst das erste pfriemenförmige Blatt, dem später elliptische, endlich normale folgen. Während das hypocotyle Glied lang aber dünn bleibt, verdickt sich der Spross, von der Ansatzstelle des ersten pfriemenförmigen Blattes angefangen, immer mehr. Die darauf folgenden Internodien bleiben sehr niedrig, aber sehr dick, auf solche



Weise ein Rhizom bildend. Manche Differenzen im Baue des Rhizoms treten noch bei einigen tropischen Species (z. B. *N. stellata*, *zanzibarensis*, *dentata*, *rubra*) auf. Das untere Ende des Rhizoms bedeckt sich mit Periderm, welches alle Blatt-, Blüten- und Wurzelnarben überzieht, erfüllt sich mit Stärke und wird so zu einer „Knolle“, welche sich nach oben in ein normales Rhizom fortsetzt. Diese Knollenbildung ist eine Anpassung der einer periodischen Austrocknung ausgesetzten Arten. Nach dem Austrocknen stirbt vielfach die Vegetationsspitze vollständig ab, dagegen treiben die Knollen nach Einlegen in's Wasser neue Knospen, deren erstes Internodium lang und dünn ist, während die ersten Blätter in ihrer Gestalt denjenigen der keimenden Pflanze gleichgestaltet sind. Eine Abbildung einer eben austreibenden Knolle der *N. rubra* mag diese Verhältnisse illustriren (Fig. 6).



Fig. 6. Rhizom der *Nymphaea rubra*, neue Sprosse im Frühling treibend.

Die Rhizome aller *Nymphaea*-Arten sind radiär gebaut, immer dicht mit adventiven Wurzeln bedeckt, die nur an den verdickten Blattbasen nie an den Blütenstielbasen hervortreten. Die vorblattlosen Blüten entstehen immer im Verlaufe einer Blattspirale, doch sind sie immer tragblattlos, also wirklich extraaxillär. Zwischen ver-

schiedenen Arten sind manche Differenzen in der Stellung der Blüten zu beobachten, welche auch erklären, warum verschiedene Species eine grössere Zahl von Blüten als andere bringen.

Die Anlage der Blüten und Blätter an der Stammspitze der *Nymphaea alba* gibt die Figur 9 wieder. Im Verlaufe der Hauptspirale entstehen immer neue Bildungen, und zwar so, dass nach einer Anzahl von Blättern mehrere (2—8) Male eine Blüte und ein Blatt nach einander entstehen, worauf weiter nur Blätter gebildet werden.

An den Rhizomen ordnen sich die Blatt- und Blütenbasen zu deutlichen Parastichen, und zwar gewöhnlich zu einer 5er-, einer 8er- und endlich einer flachen 2er-Zeile, auf welcher die Blüten unmittelbar neben einander gereiht erscheinen. Die Orthostichen sind schwer zu erkennen, vielfach entspricht die Stellung der Blätter der Hauptspirale  $\frac{8}{13}$ , manchmal treten höhere Brüche, z. B.  $\frac{21}{34}$  vor.

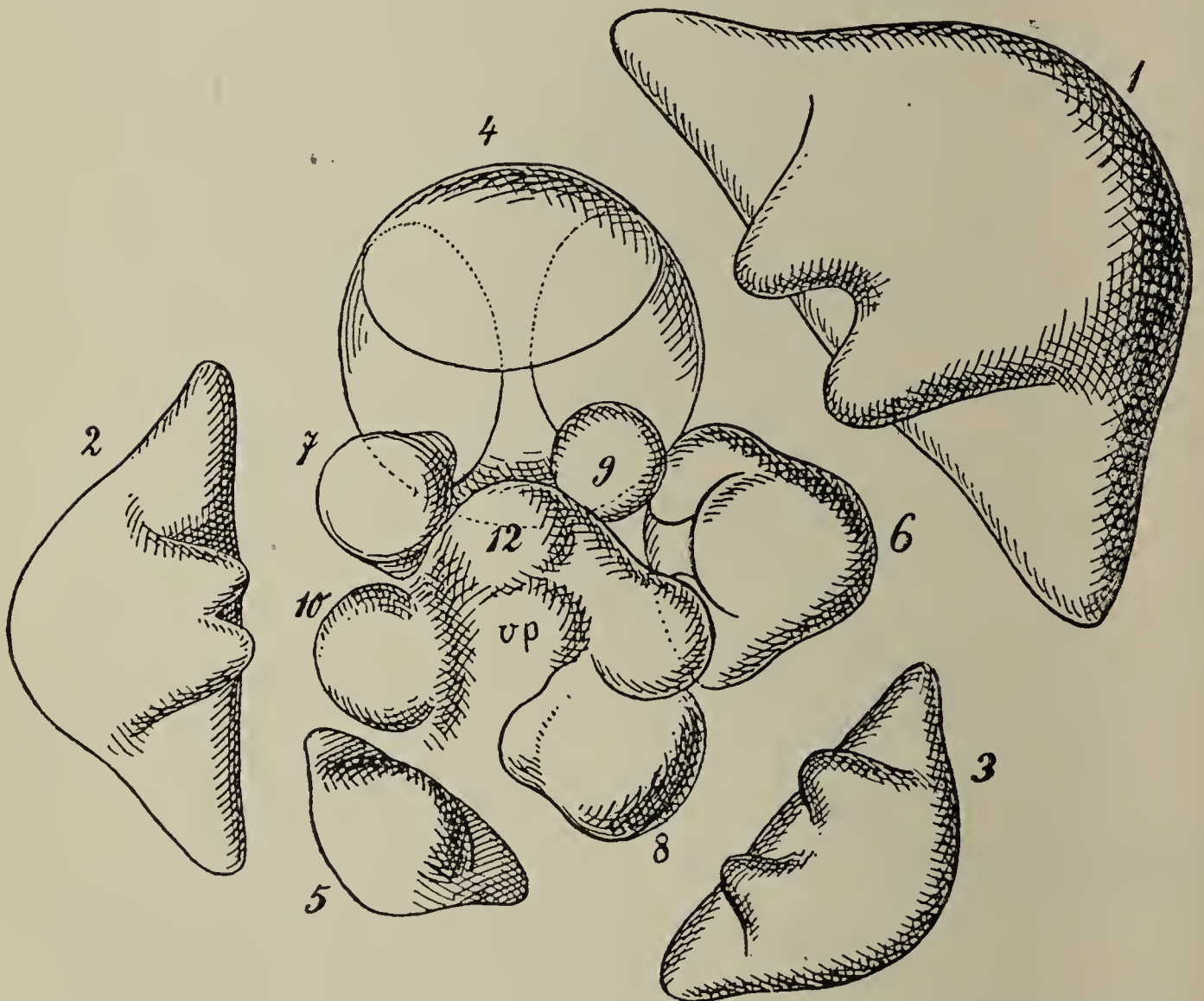


Fig. 7. Die Vegetationsspitze eines alten Rhizoms der *Nymphaea alba*.

Im Herbst ausgegrabene Rhizome zeigen die Blütenknospen, die im Frühling resp. im Sommer des nächsten Jahres zur Entfaltung kommen, alle angelegt, an der Vegetationsspitze (Fig. 7) sind aber



schon die kleinen Blütenknospen vorhanden, die erst im Herbst des nächsten Jahres aufblühen werden. Die Aufeinanderfolge der Blätter und Blüten demonstrieren folgende Zahlen, zwischen denen der Buchstabe f die im Verlaufe der Blattspirale angelegte Blüte bezeichnet.

1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11,f, 12, 13,f, 14, 15,f, 16, 17,f, 18, 19,f, 20, 21,f, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29,f, 30, 31,f, 32, 33,f, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43,f, 44, 45,f, 46, 47,f, 48, 49,f, 50, 51,f, 52, 53,f, 54, 55,f, 56, 57,f, 58, 59,f, 60, 61,f, 62, 63,f, 64 . . . , wo die Blüten bis 45 schon abgeblüht sind, die bis 55 im Frühling des nächsten Jahres, die späteren erst im Herbst sich entwickeln werden.

Aehnlich wie bei *N. alba* ist das Rhizom der *N. sansibarensis* gebaut, mit dem Unterschiede nur, dass wenn schon einmal die Blüten sich bilden, durch die ganze Vegetationsperiode immer nach einander Blatt und Blüte im Verlaufe derselben Hauptspirale entstehen, was besonders schön an der sehr breiten, etwas in der Mitte vertieften Vegetationsspitze deutlich zu übersehen ist. An ausgewachsenen Rhizomen ordnen sich die Blatt- und Blütenanlagen wie bei *N. alba* zu den Parastichen, einer 5er-, einer 8er- und einer 2er-Zeile, auf welcher die Blüten neben einander gereiht sind.

Die *N. stellata* zeigt andere Stellungsverhältnisse der Blüten, welche aus der folgenden Reihe zu übersehen sind: 1, 2,f, 3, 4, 5,f, 6, 7, 8,f, 9, 10, 11,f, 12, 13, 14,f, 15, 16, 17,f, 18, 19, 20,f, 21, 22, 23,f, 24, 25, 26,f u. s. w., wo also an dem Rhizom die Blütenbasen an einer 3er-Zeile neben einander stehen; sonst ist noch eine 5er- und 8er-Zeile sichtbar; die Lage der Orthostichen entspricht bald der Hauptspirale  $\frac{8}{21}$ , bald einer noch höheren.

Die 3er-Zeile, auf welcher die Blüten neben einander angereiht sind, ist besonders schön an der Vegetationsspitze als eine Spirale zu verfolgen.

Dass andere *Nymphaea*-Arten auch andere Stellungsverhältnisse der Blüten haben, zeigt die als *N. rubra* in dem hiesigen botanischen Garten cultivirte Pflanze, die jedoch ein Mischling der *N. rubra* mit einer mir unbekannten Species ist. Die streng radiär gebauten, gerade nach oben wachsenden Wurzelstöcke dieser Pflanze zeigen eine 5er- und 8er-Zeile. Die Anordnung der Blüten gibt die folgende Reihe wieder: 1, 2,f, 3, 4, 5, 6,f, 7, 8,f, 9, 10, 11, 12,f, 13, 14, 15, 16,f, 17, 18,f, 19, 20, 21, 22,f, 23, 24, 25, 26,f, 27, 28,f, 29, 30, 31, 32,f, 33, 34, 35, 36,f, 37, 38,f, 39, 40, 41, 42,f, 43, 44, 45, 46,f, 47, 48,f, 49, 50, 51, 52,f, 53, 54, 55, 56,f, 57, 58,f, 59, 60, 61, 62,f u. s. w.,

so dass die Blüthen abwechselnd einzeln entstehen, von den benachbarten Gruppen von zwei Blüthen durch drei Blätter getrennt. Zwischen den zwei Blüthen einer Gruppe entsteht noch ein Blatt. Leider konnte mir bei dieser Species die Untersuchung der Vegetationsspitze keine Aufklärung über die Entstehungsfolge der seitlichen Organe an der Stammspitze liefern, da die zwei im Herbst untersuchten Rhizome an der vertieften Vegetationsspitze eine lange, schmale Rinne hatten, wo die Blatt- und Blüthenanlagen ohne erkennbare Regelmässigkeit vertheilt waren. Man soll zu diesem Zwecke schon im Frühling die noch normal wachsenden Stämme untersuchen.

Von den anderen *Nymphaea*-Arten (*N. flava*, *Lotus*, *dentata*, *odorata*) konnte ich nur jüngere, noch nicht blühende Rhizome untersuchen. Bei *N. dentata* ist die Vegetationsspitze vertieft. Bei *N. flava* suchte ich an mehreren Rhizomen vergeblich nach den Ausläufern, von welchen Caspary berichtet, es finden sich an den hiesigen Exemplaren nur gewöhnliche Achselsprosse, die zu normalen Rhizomen auswachsen, ähnlich wie bei allen anderen *Nymphaea*- und *Nuphar*-Arten.

Die Anlage der Kelch- und Kronenblätter war schon von Payer und Schumann studirt. In allen untersuchten Arten fand ich immer das letztangelegte hintere Kelchblatt aus einem, nie aus zwei gesonderten Primordien entstehen. Doch finden sich bei allen *Nymphaea*-Species anormale Blüthen, deren Kelchblätter vermehrt sind, und wahrscheinlich hatte eine solche Knospe Payer untersucht.

Die Anlage der Archesporzellen und Ausbildung der Antheren stimmt in allen untersuchten Fällen überein und schliesst sich dem Warming'schen Schema an. Aehnlich wie bei *Nuphar* wird eine grössere Zahl (bis 5) der Schichtzelllagen gebildet, innen eine Tapetenzellenlage, die die Archesporzellreihe eng umfasst. Die Archesporzellen theilen sich mehrmals, bevor sie zu Pollenmutterzellen werden. Die Tapetenzellen werden aufgelöst, die Schichtzelllage bis auf die äusserste „Endothecium“ zerdrückt. In der Beschaffenheit des Pollens sind kleine Differenzen bei verschiedenen Arten vorhanden, über welche bei Fischer Näheres zu finden ist. Die Antherenfächer sind an jungen Staubblättern seitlich angelegt, durch starkes Wachsthum der äusseren Connectivseite werden die älteren Antheren intrors.

Ueber Entwicklung des unterständigen Fruchtknotens der *N. alba* besitzen wir die Untersuchungen Goebel's; *N. sansibarensis* und *stellata* verhalten sich ganz ähnlich, nur sind die Carpelle seitlich mit einander nicht, doch vorne mit der sich fortsetzenden und blind als ein stumpfer Kegel endigenden Blüthenaxe verwachsen.



Die Stellung und Entwicklung der Eichen stimmt mit *Nuphar* überein und bietet nichts Erwähnenswerthes. Die Ovarhöhle aller Arten ist mit besonders dichter Schleimmasse ausgekleidet, welche die Eichen ganz umhüllt und bis zur Reife der Samen nicht verschwindet.

Auch die Bildung des Embryo, des Endo- und Perisperms haben die *Nymphaea*-Arten mit anderen *Nymphaeaceen* gemein. Dagegen zeigt der Bau der Samenschale in verschiedenen *Species* manche Differenzen.

Der Bau der glatten Samen von *N. alba* ist von *Arcangeli* beschrieben, die Samen der *Sectio Leptopleura* haben, wie *Caspary* erwähnte, behaarte Samen. Ich konnte diese Haarbildungen an nur wenigen Arten untersuchen (*N. stellata*, *Rudgeana*, *amazonica*); es fehlte mir auch an dem Materiale zum Studium der Entwicklungsgeschichte, doch will ich erwähnen, dass diese sonderbaren Haarbildungen keine Zellen, sondern einfache oder manchmal gegabelte, dünne Auswüchse der Cuticular- und Subcuticular-Substanz der Epidermzellen des äusseren Integumentes sind.

Alle *Nymphaea*-Arten besitzen einen *Funiculararillus*, welcher zwar sehr früh als ein Wulst am *Funiculus* angelegt wird, doch sich erst sehr spät an den reifenden Samen entwickelt. Seine Zellen besitzen keinen Gerbstoff, führen ein wenig Stärke, sind aussen verschleimt und umgeben grosse Luftincellularen.

## V. *Euryale* und *Victoria*.

Der Bau des kurzen aber dicken Stammes und die Art der Aufeinanderfolge der Blüthen und Blätter auf demselben ist bei *Euryale ferox* derselbe wie bei *Victoria regia*; ich werde deshalb auch das Verhalten der beiden Pflanzen gemeinsam besprechen.

An dem ausgewachsenen Wurzelstocke stehen die Blüthenbasen gar nicht im Verlaufe der die Blattbasen verbindenden Parastichen. Die Blattnarben ordnen sich zu mehr oder minder deutlichen 3er-, 5er- und 8er-Zeilen, wobei die Orthostichen an verschiedenen Stellen desselben Stammes bald der Hauptspirale  $\frac{8}{13}$ , bald  $\frac{13}{21}$ , bald einer noch höheren entsprechen. An der 8er-Zeile treten etwas seitlich die Blüthenbasen zum Vorschein, die wegen ihrer Wurzellosigkeit und der radiären Anordnung der Leitbündel leicht kenntlich sind. Die 5er-Zeile ist eigentlich eine Doppelzeile aus zwei parallel neben einander verlaufenden Parastichen, einer oberen, auf welcher

die Blätter, und einer unteren, auf welcher die Blüten in denselben Abständen von einander stehen.

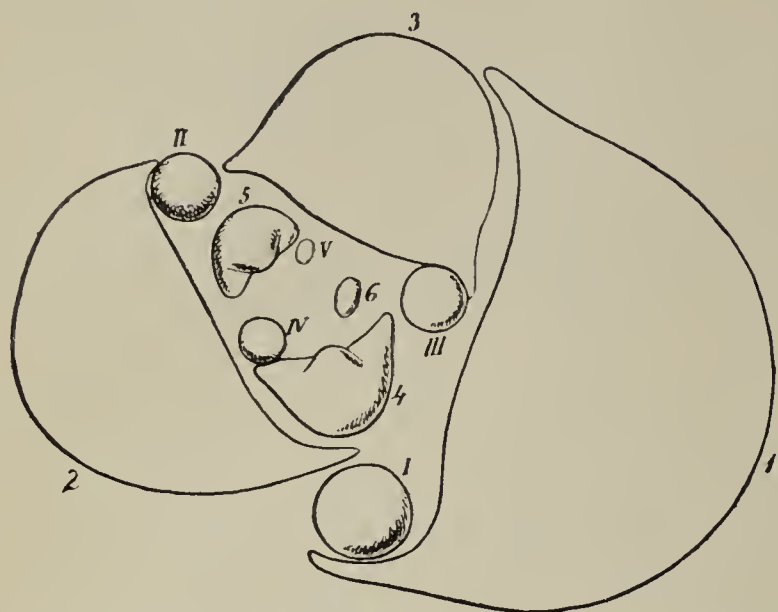


Fig. 8. Die Vegetationsspitze der *Victoria regia*.

Die Folge des Auftretens der Seitenorgane ist bei beiden Gattungen dieselbe; die beigegebenen Zeichnungen der Vegetationsspitzen, eine von *Victoria* (Fig. 8), die andere von *Euryale* (Fig. 9), stellen etwas verschiedene Entwicklungsstadien dar.

An den Zeichnungen bedeuten die arabischen Ziffern die Blattanlagen, die römischen die Blüten; von

beiden sind nur die Umrisse der Ansatzstellen gezeichnet.

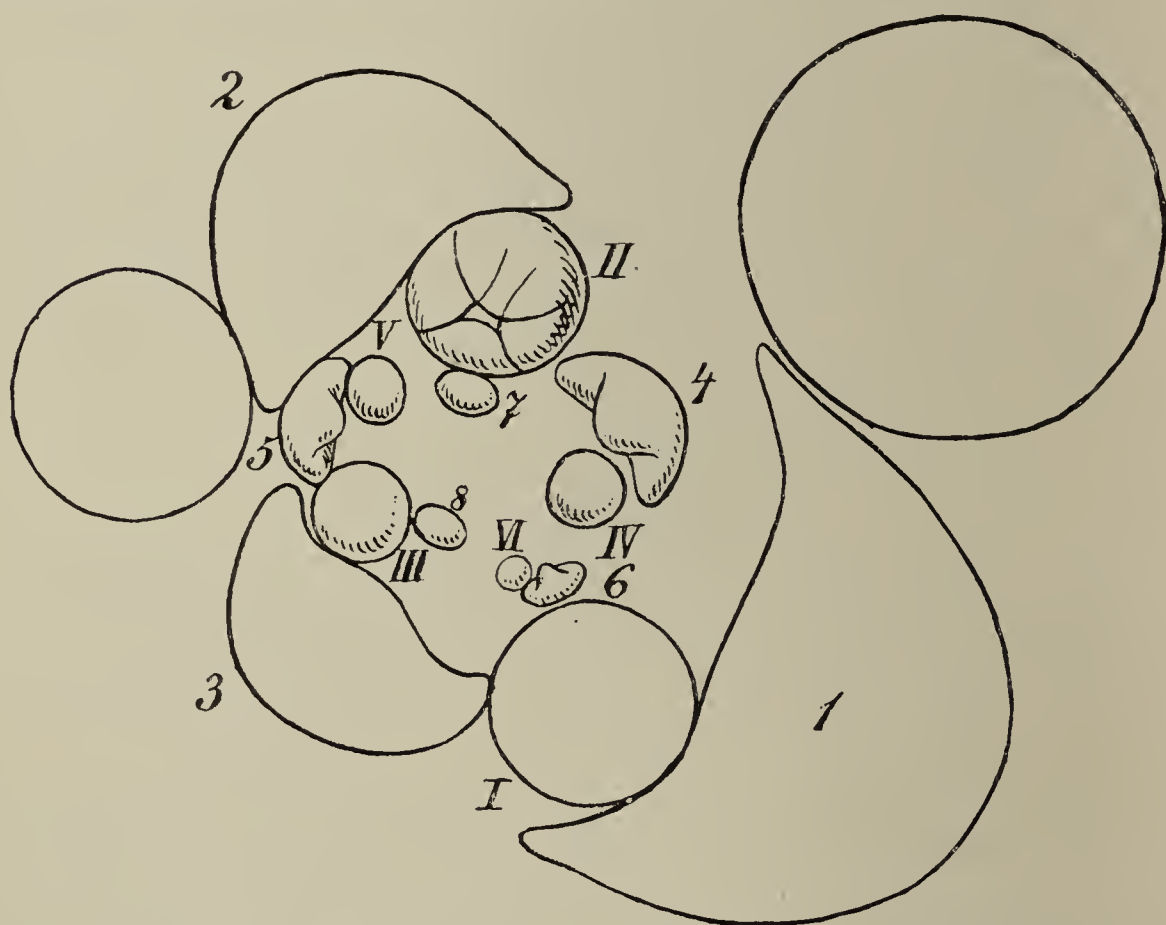


Fig. 9. Die Vegetationsspitze von *Euryale ferox*.

An der Zeichnung der Vegetationsspitze von *Euryale* (Fig. 9) ist im Verlaufe einer Hauptspirale zuletzt die Blattanlage 8, dann 7, noch weiter 6 gebildet. Erst bei der Blattanlage 6 ist ein eben gebildetes Blütenprimordium VI sichtbar. Dasselbe steht seitlich und über dem Blatte 6, etwa an dessen Kante, und wird später von dem



stark in Breite und Höhe wachsenden Nebenblatte umhüllt. Die Blüten sind also bei *Victoria* und *Euryale* extraaxillären Ursprungs, doch entstehen sie auch an der Vegetationsspitze nicht im Verlaufe der Blattspirale, aber verspätet und seitlich von den benachbarten Blättern.

Ich kann in diesem Punkte den Ausführungen Schumann's (p. 195) nicht zustimmen, welcher vor kurzem die Vorgänge an der Vegetationsspitze von *Victoria* untersucht hat und zu dem Schlusse gekommen ist, dass die erste Anlage der Blüten der *Victoria regia* gleich denen der *Nymphaea* ist. Meiner Ansicht nach ist die Differenz in der Blütenanlage bei *Victoria* und *Nymphaea* grösser als zwischen *Cabomba* und *Nymphaea*. Bei *Cabomba* und *Nymphaea* entstehen die Blüten und Blätter im Verlaufe einer Spirale an der Stammspitze, bei *Victoria* entstehen im Verlaufe der Blattspirale nur die Blätter; die Blüten erscheinen erst später, zu einer anderen Spirale geordnet, seitlich von den Blättern.

Die Anlage der Kelchblätter stimmt bei *Victoria* und *Euryale* mit *Nymphaea* überein. Die Anlage der Petalen und Staubblätter konnte ich nicht untersuchen, da ich alles Material zum Zwecke der Untersuchung der Antheren und Carpellentwicklung aufgeschnitten habe.

Die Antherenentwicklung stimmt bei beiden Gattungen überein und unterscheidet sich von der bei *Nymphaea* und *Nuphar*. Die Antheren sind intrors, und zwar schon intrors angelegt, ein Fall, der meines Wissens bis jetzt vereinzelt dasteht. In allen bisher genauer untersuchten Fällen (Engler, Goebel) entstehen die introrsen Antheren auf solche Weise, dass zwar die Archesporzellen seitlich an der Anthere sich bilden, doch später durch intensives Wachstum der äusseren Connectivseite nach innen verschoben werden. Bei *Euryale* und *Victoria* werden die Archesporzellen aus den hypodermalen Zellen gebildet, die nicht seitlich, sondern auf der Innenseite der jungen Anthere liegen, und zwar so, dass zuerst die seitlichen, vom Rande weniger entfernten, erst später die mittleren ausgebildet werden.

Eine hypodermale Zellreihe, die zur Archesporbildung fortschreitet, schneidet nach aussen bei *Euryale* vier Schichtzelllagen und eine Lage von Tapetenzellen, bei *Victoria regia* 5 bis 6 Schichtzelllagen ab. Die äusserste Schichtzelllage wird allein erhalten und zum fibrösen Endothecium ausgebildet, alle anderen werden zerdrückt. Die Tapetenzellen bleiben bei beiden Gattungen sehr lange erhalten, wachsen sehr bedeutend in die Höhe und vermehren ihre Kerne auf

dem Wege der directen Kerntheilung, so dass in erwachsenen zwei bis sechs Kerne, die gewöhnlich in Haufen neben einander liegen, sichtbar sind. Die Archesporzellen theilen sich wiederholt und geben endlich einen (an dem Querschnitt) dicken Complex von Pollenmutterzellen.

Die mit einem aufspringenden Deckel versehenen Pollen sind bei Euryale stachlig und isolirt, bei Victoria glatt, zu Tetraden verbunden.

Die Entwicklung des unterständigen Fruchtknotens unterscheidet sich bei Euryale und Victoria etwas von einander, auch von Nymphaea.

Während der Entstehung der Staminalhöcker ist der Blütenboden in der Mitte flach, breit und über die Insertionsfläche der Kelchblätter erhoben, so dass in diesem Stadium noch nicht ersichtlich ist, ob die Carpelle ober- oder unterständig werden. Bei der weiteren Entwicklung — ich schildere zunächst die Vorgänge bei Euryale — wächst der Blütenboden sehr stark in die Höhe, doch nicht gleichmässig. Am stärksten ist dieses Wachsthum unter den Kelch- und Kronblättern, am schwächsten in der Nähe der Blütenaxe, wo später die Carpelle entstehen werden. Die Blütenaxe selbst wächst auch in Gestalt eines abgerundeten Kegels in die Höhe, von einer sehr schmalen aber tiefen Rinne, von dem die Kelch-, Kronen- und Staminallblätter tragenden Wulst getrennt. An der schiefen äusseren Fläche dieser Rinne wachsen nun später die zahlreichen (9—12), zu einem Kreise geordneten Carpelle hervor. Durch nachträglichen Wachsthum wird der die Fruchtblätter von aussen umhüllende Blütenboden mehr höher und dicker, der kegelartige Fortsatz der Blütenaxe wächst im Inneren des Carpellkreises in die Höhe und Dicke, die Fruchtblätter von einander trennend. In diesen Fortsatz laufen bei Victoria mehrere ziemlich dicke Leitbündel ein, welche blind enden und deshalb als stammeigene bezeichnet werden müssen.

Die Blüten der *Victoria regia* besitzen noch an dem oberen Ende des zum Blüthencentrum geneigten Kelch-, Kronen- und Staminallblätter tragenden Wulstes oben einen Cyclus von den sogen. Metacarpiden, d. h. von den nicht zur vollständigen Entwicklung gelangenden Fruchtblättern, tiefer unten den zweiten Kreis der ähnlich wie bei Euryale mit einander verwachsenen normalen Carpelle.

Die Entwicklung des Embryosackes ist bei Euryale und Victoria dieselbe wie bei Nymphaea und Nuphar oder Cabomba. Der Nucleus ist aber mächtiger entwickelt, die Kerne seiner Zellen theilen sich schon vor der Befruchtung direct (durch Fragmentation); diese



Theilungen werden auch nach der Befruchtung fortgesetzt, so dass in manchen Perispermzellen 4—5 Kerne zu sehen sind. Nach der Füllung der Perispermzellen mit Reservestoffen (Stärke und Eiweissstoffen) werden diese Kerne wie bei allen anderen Perispermen der Nymphaeaceen und Cabombeen netzartig zerdrückt.

Die anatropen Samenknospen entspringen in grosser Zahl an den Seitenwandungen der Ovarhöhle. In den meisten Fällen liegen sie schief nach unten gerichtet, in der die Ovarhöhle ausfüllenden dichten Schleimmasse eingebettet. Manche Zellen der Ovarwände wachsen manchmal keulenförmig in's Innere derselben hinein.

An dem Funiculus ist schon vor der Befruchtung ein Wulst sichtbar, von gestreckten Epidermzellen und dünnwandigen Parenchymzellen gebildet. Nach der Befruchtung theilen sich die an der Spitze dieses Arilluswulstes liegenden Epidermzellen sehr reichlich und auf solche Weise wächst der Arillus um die reifenden Samen herum. Die am stärksten wachsenden Ränder des Arillarmantels bestehen nur aus den zwei Schichten, einer inneren, dem Samen zugekehrten, und einer äusseren Epidermschicht, die an der wachsenden Spitze des Arillus in einander übergehen und sich nur da theilen. Die an der Arillusanlage zwischen den Epidermzellen liegenden Parenchymzellen theilen sich viel weniger als die Epidermzellen, bilden ein Sternparenchym, welches sich in die Lücke der Epidermzellen immer mehr und mehr fortsetzt und diese schliesslich auffüllt.

Aehnlich entwickelt sich der Arillus an Victoriasamen. Die erste Anlage desselben am Funiculus der noch unbefruchteten Samenknospen ist dieselbe wie bei Euryale; nach der Befruchtung wächst der Ringwulst sehr bedeutend, aber fast nur in Folge der Theilungen der Epidermzellen; die Parenchymzellen, die zwischen den Epidermzellen in der Anlage des Arillus liegen, wachsen nicht so stark wie bei Euryale bilden auch kein zusammenhängendes Sternparenchym, ihr vermehrtes Wachsthum dauert nur kurze Zeit und deswegen sind die ausgewachsenen Samen (in der Chalazagegend) zwar ganz von fest anliegendem Arillus umhüllt, aber derselbe ist mit Ausnahme der Mikropylegend ganz dünn und nur aus zwei Schichten langgestreckter, polygonaler, Stärke führender, von getüpfelten Membranen umgebenen Epidermzellen gebildet. Nur in der Mikropylegend ist der Arillarmantel dicker und gefaltet, hier liegen zwischen den beiden Epidermschichten noch die zum Theil ein Sternparenchym bildenden, zum Theil unregelmässigen, langgestreckten Parenchymzellen, die vielfach in kurze, dichotomverzweigte, dünnwandige Haare auswachsen (wie

solche in den Intercellularräumen aller Nymphaeaceen vorkommen), zum Theil aber auch lange Sternhaare bilden, die hier aber kein Kalkoxalat in ihrer Membran führen.

Die Keimung der Euryale- und Victoriasamen ist schon mehrfach beschrieben (Treviranus, Trecul, zuletzt Goebel). Fast die ganzen Cotyledonen bleiben in den Samen versteckt, wo ihre äusseren Epidermzellen als Saugzellen thätig sind. Die unteren Theile der Cotyledonen mit der Radicula und dem hypocotylen Gliede treten nach aussen.

Die sich nicht entwickelnde Hauptwurzel ist haubenlos, das hypocotyle Glied verlängert sich manchmal bis zu 1 cm Länge; an den vom Samen hervorragenden Cotyledonenstielen wachsen die sonderbaren Kiemenorgane aus. Es sind niedrige, dicke, mit bei Victoria zahlreichen, bei Euryale spärlicheren Fortsätzen besetzte Auswüchse, die an ihren Fortsätzen niedrige, dünnwandige Haare tragen. Goebel (I) deutete sie als bei der Athmung der keimenden Samen betheiligte Kiemenorgane. Ich versuchte mit Hilfe einiger chemischen Reactionen nähere Kenntnisse ihrer Functionen zu gewinnen, leider ohne besonderen Erfolg. So viel steht aber fest, dass sie keineswegs als Schutzorgane der jungen Plumula zu deuten sind und auch nicht als zur Aufnahme eventueller der bei Keimung gebildeter Excretstoffe anzusehen sind. Im Inneren dieser aus dünnen Parenchymzellen gebildeten Organe sind nur wenige Gerbstoffzellen zu sehen, dagegen ist mit Vanillin und Salzsäure keine Reaction sichtbar, wie solche die mit Myriophyllin gefüllten Schleimhaare der Victoria und Euryale zeigen. Mit Vanillin-Schwefelsäure tritt eine sehr intensive Rothfärbung ein, welche eine Folge des Reichthums dieser Zellen an eiweissartigen Substanzen ist. Die dünnwandigen, plasmareichen Haare, welche die Fortsätze der Kiemenorgane bedeuten, haben eine dünne Cellulosemembran, die von sehr schwachem Cuticula bedeckt ist. Eine Schleimbildung ist nicht nachzuweisen. Die stark verdünnte Cyaninlösung dringt in die Fortsätze der Kiemen, ohne eine Oxydation zu erleiden; in Pyrogallol gelegte, dann in Kalilauge geworfene Kiemenorgane färben sich viel dunkler in den Fortsätzen als in tieferen Zellen, was jedenfalls als Folge der stärkeren Imbibition des Pyrogallols durch dieselben gedeutet werden kann. Mit Diphenylamin und Schwefelsäure war keine Reaction zu erzielen. Wenn also durch diese Versuche kein directer Beweis für die intensivere Sauerstoffaufnahme durch Kiemenorgane erzielt werden konnte, so sprechen sie doch indirect für dieselbe insoweit, als sie der Deutung derselben als zum



Schutz dienender Apparate widersprechen. Hervorheben möchte ich noch, dass die ihre Oberfläche bedeckenden dünnwandigen, plasma-reichen Haare manche Aehnlichkeit mit den dichotomverzweigten, dünnwandigen Intercellularhaaren aller Nymphaeaceen besitzen, die ich ebenfalls als wahrscheinlich bei Gasregulirung bethätigt betrachte, und dass in den Fortsätzen Intercellularräume gebildet werden, die mit denen der Cotyledonenbasen in Verbindung stehen.

Nicht so deutlich wie bei *Victoria* oder *Euryale* finden wir aber dieselben Organe auch bei *Nymphaea* entwickelt. Bei keimenden Nymphaeasamen schwellen die nach aussen ausgetretenen Cotyledonarbasen ein wenig und ihre Epidermzellen wachsen in bald längere, bald aber ganz kurze „Wurzelhaare“ aus, die also den Papillen auf den Kiemenorganen der *Victoria* morphologisch homolog sind.

### Zusammenfassung.

Zum Schluss will ich noch einige der oben beschriebenen That-sachen hervorheben und zum Theil einer vergleichenden Betrachtung unterziehen.

Der Sprossbau ist bei *Nuphar* am einfachsten. Die Rhizome sind dorsiventral, doch ist die Dorsiventralität derselben nicht der Anlage nach vorhanden, sondern eine Folge der Lichtwirkung. Nach einem tiefen Einpflanzen der Nupharrhizomen unter Erde kommt die Dorsiventralität nicht mehr zum Vorschein; solche Rhizomen wachsen radiär.

An den Rhizomen entstehen — von den Primärblättern abgesehen — gewöhnlich zweierlei Laubblätter, die anatomisch sehr verschieden sind, die dünnen, untergetauchten und die schwimmenden. Welche Ursachen es sind, die die Entwicklung dieser oder jener Blattformen aus den gleichgestalteten Blattprimordien verursachen, ist experimentell noch nicht festgestellt, doch kann man mit mancher Wahrscheinlichkeit behaupten, dass die fluthenden Blätter durch vielleicht verschiedene Eingriffe zu Stande kommen können. Man findet manchmal Exemplare von *N. luteum*, die nur die Schwimmblätter besitzen, — ein Verhalten, welches für *N. advena* der europäischen botanischen Gärten constant zu sein scheint, aber auch andere, die nur fluthende, dagegen keine Schwimmblätter besitzen, wie es schon Goebel (I, 304) berichtete.

Die Blüthen entstehen in den Achseln sehr kleiner Stützblätter. Bei *N. luteum* und *N. affine* Harz sind diese noch als Blattgebilde leicht erkennbar, wenn auch mitunter ganz klein, und später als die

Blüthenknospen angelegt. Sie erhalten bei diesen Species auch ein Gefässbündel. Bei *N. advena* ist an der Basis der Blüthenstiele nur ein ganz niedriger Wall sichtbar, der nur aus Analogiegründen als verkümmerte Stützblattanlage erkennbar ist.

Bei *Nymphaea* ist keine Spur der Stützblätter mehr zu finden, auch keine Vorblätter, der Kelch ist dagegen tetramer, in orthogonaler Stellung, mit der bekannten eigenthümlichen Deckung. Ein Kelchblatt steht vorne, zwei seitliche umgreifend, die ihrerseits das vierte, hintere decken. „Wäre nun — wie Eichler (p. 184) schreibt — das Tragblatt unterdrückt und die Blüthe typisch vorblattlos, so sollten die beiden seitlichen Kelchblätter die äussersten, die in der Mediane stehenden gedeckt sein; wären aber Vorblätter im Plane der Blüthe anzunehmen, so sollten umgekehrt die seitlichen Kelchblätter beiderseits von den Medianen bedeckt werden. In einem Falle wie in dem anderen würde sich somit die factische Knospenlage der Kelchblätter nur durch Annahme von Metatopie erklären lassen.“ Die Entwicklungsgeschichte zeigt nichts, was die Annahme der Metatopie in diesem Falle rechtfertigen könnte. Caspary, dem sich auch Braun angeschlossen hat, hält dagegen das vordere Kelchblatt für das hoch angewachsene Deckblatt, die beiden seitlichen für Vorblätter, wobei nur ein Kelchblatt (das hintere) übrig bleibt.

Ich sehe in den Kelchblättern der *Nymphaeablüthen* nichts anderes als Kelchblätter. Von den Vorblättern ist bei keiner *Nymphaeaceae* auf keiner Entwicklungsstufe etwas zu sehen, und so finde ich keine Gründe von abortirten Vorblättern zu sprechen, dagegen scheint mir bei der nahen Verwandtschaft der *Nymphaea* und *Nuphar* für möglich und wahrscheinlich, dass die deckblattlose Blüthe der *Nymphaea* von einer verkümmerten, Deckblätter besitzenden Form wie *Nuphar* abgeleitet ist, dass wir also in *Nymphaea* Blüthen mit vollständig abortirten (ablastirten im Sinne von Schmitz) Deckblättern besitzen, wo natürlich vom Abortus (resp. Ablast) im Laufe der Phyllogenese die Rede ist. Die fast vollständig rudimentären Deckblätter der *Nuphar advena* sprechen zu Gunsten dieser Annahme.

Es sind also die *Nymphaea*-, nicht aber *Nuphar*blüthen, extra-axilläre Sprosse, die an Stelle der Blätter im Verlaufe einer Spirale an der Vegetationsspitze entstehen.

*Victoria* und *Euryale* sind von einander sehr wenig, von *Nymphaea* bedeutender verschieden. Auch hier sind die Blüthen deck- und vorblattlos, während jedoch bei *Nymphaea* die Blüthen im Verlaufe der Blattspirale angelegt sind, sind hier die Stellungsverhältnisse



derselben ganz andere. Die Blätter entstehen ganz normal im Verlaufe einer der  $\frac{2}{5}$  nahen Spirale unmittelbar an der Vegetationsspitze. Die Blüten entstehen dagegen etwas später, schon ausserhalb der durch die jüngsten Blattanlagen markierten Spirale als extraaxilläre Gebilde, die etwa an der Kante der breiten Basis eines älteren Blattes zum Vorschein kommen und später von der stark wachsenden *Stipula* derselben von hinten umhüllt bleiben. Ich finde keine Möglichkeit, zu Gunsten der formellen Morphologie eine seitliche Verschiebung in diesem Falle construiren zu können, um die Möglichkeit der axillären Natur der Victoriablüthen wahrscheinlich zu machen; ein zunächst liegender Vergleich mit der deckblattlosen *Nymphaea* warnt vor so einer hypothetischen Annahme, die zwar schon einige Male gemacht war, aber nicht nur einer thatsächlichen Grundlage in der Ontogenese, sondern auch einer hypothetischen mit Hilfe der comparativen Methode entbehrt. „Phylogenetisch“ bleibt mir also die Victoria- (und Euryale-) Blüthe unerklärt.

Die Entstehung der Victoriablüthen war schon von Schumann untersucht, der zu der Ansicht gekommen ist, dass „die erste Anlage der Blüten in beiden Geschlechtern (*Victoria* und *Nymphaea*) gleich ist, nur dass die Stipeln der *Nymphaea* sehr viel weniger entwickelt sind als an der *Victoria*“ (Schumann p. 197). Schumann beschreibt den Fall bei *Victoria* so, dass „die Neubildungen (Blätter und Blüten) immer als Paarlinge in der weitesten Lücke, die sich zwischen den vorhandenen Organen aufgethan hat, einstellen. Dabei ist zu bemerken, dass die zwei Organe nicht simultan erscheinen, sondern dass zuerst das tiefer inserirte Primordium und nachher das benachbarte Primordium sichtbar wird“ (l. c. 196). Schumann stützt sich bei dieser Annahme auf seine Figur 13, Tab. V. Ich muss die Ansicht Schumann's, dass die Blatt- und Blütenprimordien bei *Victoria* immer als Paarlinge über einander entstehen, bestreiten. Es ist auch Schumann nicht consequent. Während auf Seite 196 seines Werkes ganz richtig angegeben ist, dass der Stock von *Victoria regia* von zwei Spiralen, einer Blatt- und einer Blüthenspirale, umkreuzt ist und dass wir schon in der frühesten Anlage diese Beziehungen zwischen Blättern und Blüten wahrnehmen, lesen wir auf Seite 471, dass die Blüten von *Victoria*, wie die von *Nuphar* oder *Nymphaea*, im Verlaufe der Blattspirale entstehen, was entschieden nicht richtig ist.

Die Cabombea unterscheiden sich von den *Nymphaeaceen* in morphologischer und anatomischer Hinsicht bedeutend. Schon der Sprossbau; also der sympodiale Wurzelstock, der mit Niederblättern

bedeckt ist und monopodiale, fluthende blatt- und blüthentragende Sprosse bringt, ist den Nymphaeaceen fremd. Cabomba ist charakterisirt durch seine zweierlei Blätter, tief eingeschnittene, decussirte, untergetauchte und schildförmige, ganzrandige, spiralg gestellte, schwimmende. Soweit ich die Cabomba lebend und in Herbarexemplaren untersuchen konnte, kommen die Schwimmblätter nur bei Blütenbildung vor, nie ohne dieselben; es kommen aber auch Blüten vor, die nur von untergetauchten Blättern begleitet sind. Bei Brasenia tritt die Bildung der Schwimmblätter unabhängig von der Blütenbildung auf. Interessant ist, dass schon die allerersten Anlagen der schwimmenden und fluthenden Blätter bei Cabomba verschieden gestaltet sind; mit diesem Verhalten dürfte zusammenhängen, dass es mir nicht gelungen ist, durch lang fortgesetzte Cultur in der feuchten Atmosphäre die Pflanze zu zwingen, die Schwimmblätter aus den Anlagen der fluthenden Blätter zu bilden. Untergetaucht gehaltene schwimmende Sprosse verlieren dagegen ihre Schwimmblätter und Vegetationsspitze durch Fäulniss und treiben aus den Achselknospen die schon angelegten fluthenden Blätter hervor.

Die Stellung der Blüten, die seitlich von den Achselknospen tragenden Blättern stehen und deck- und vorblattlos sind, mag das Interesse eines Morphologen zu diesen zierlichen Wasserpflanzen erhöhen. In ausgewachsenem Zustande haben wir hier — mutatis mutandis — eine ähnliche morphologische Erscheinung wie bei den vielbesprochenen Ranken der Ampelideen. An der Vegetationsspitze entstehen nach einander ohne Ende in spiralgiger Reihenfolge Blattprimordium und Blütenprimordium, in weiterer Entwicklung strecken sich aber die Internodien zwischen diesen Paarlingen sehr bedeutend, während dieselben (ein Blatt und eine Blüthe) auf derselben Höhe neben einander inserirt bleiben. Ein blühender Spross von Cabomba oder Brasenia ist also ein Monopodium, welches von einem solchen der Nymphaea durch seine gestreckten, dünnen Internodien verschieden ist. Man kann aber auch die Vorgänge an der Vegetationsspitze der Cabomba so beschreiben, wie es Warming für manche Vitisarten gemacht hat, dass nämlich die Vegetationsspitze sich theilt, einerseits die Vegetationsspitze des Fortsetzungssprosses, anderseits das des Blütenprimordiums bildend. Die letzte Deutung entspricht ebenso wie die erste dem thatsächlichen Befund, wenn ich aber lieber die erste wähle, so geschieht es nur deswegen, weil im zweiten Falle die Bildung des Blattprimordiums auch als Theilung der Vegetationsspitze angesehen werden müsste. Dagegen war es mir auf keine



Weise möglich, im blühenden Sprosse der *Cabomba* sympodialen Aufbau zu entdecken. Wollte jemand in diesem Falle ein congenitales Sympodium sehen, so kann ich nicht nur Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte entgegenstellen, sondern mit einem gewissen Rechte auch comparative Gründe von der verwandten *Nymphaea* zuziehen.

Zum Schluss möchte ich noch die Aufmerksamkeit des Lesers auf eine interessante morphologische Thatsache lenken. Jedem, der eine Vegetationsspitze einer *Nymphaeaceae* untersucht, wird die bedeutende Breite dieser sehr flach gewölbten, flachen oder auch vertieften „Vegetationsspitze“ auffallen. Dabei stehen die sich bildenden Blatt- und Blütenprimordien (wenigstens in jungen Stadien) in keiner Berührung mit einander, wie man sich leicht an Mikrotomschnitten überzeugen kann. Eine enorme Menge von Schleimhaaren trennt diese verschiedenen Anlagen von einander, dieselben mit weicher Hülle umgebend. Trotzdem die neugebildeten Höcker mit den früher gebildeten zunächst in gar keine Berührung kommen, ist ihre Lage doch mit fast geometrischer Bestimmtheit von vorne herein fixirt. Und weiter. *Nuphar lutea* oder *advena* hat ein rudimentäres Stützblatt, welches auf die Ausbildung der Kelchblätter im Sinne der Schwendener'schen mechanischen Juxtapositionstheorie gar keinen Einfluss üben kann. *Nymphaea alba* hat kein Deckblatt, die Entwicklung des ersten Kelchblattes entsteht also auch ohne mechanische Einwirkung der Contactkörper, oder anders ausgedrückt unter den *Nymphaeaceen* finden wir zahlreiche Beispiele jener Sprossungen ohne Anschluss, welchen Schwendener in seiner mechanischen Theorie der Blattstellungen, als „ausserhalb der Tragweite seiner Theorie liegenden“, nur drei Zeilen gewidmet hat. Ich mache auf diese Erscheinung, die schon Schumann (l. c. 200) bemerkte, nur deswegen aufmerksam, weil bei *Nymphaeaceen* ohne Einwirkung der Contactkörper dieselben Stellungen der Organe resultiren, wie wir sie im Sinne der Juxtapositionstheorie als durch mechanisch, durch Anschluss „erklärte“ betrachten; so entspricht z. B. die Stellung der Kelchblätter des *Nuphar luteum* mutatis mutandis der Lobeliaceen-Stellung, bei *N. advena* dem Falle g pag. 119 des Schwendener'schen Werkes; die Stellung bei *Nymphaea* entspricht der Blüthenhülle bei *Carya* u. s. w. Die Stellungen der Blätter, die wir anderswo im Sinne der Schwendener'schen Theorie als causal durch Contact erklärt zu betrachten geneigt waren, kommen hier in derselben Ausbildung zu Stande, obwohl die von der Theorie

verlangten mechanischen Ursachen, d. i. Contact, gar nicht vorhanden sind.

Wenn aber dieselben Stellungsverhältnisse der seitlichen Organe ebenso gut bei Vorhandensein des mechanischen Anschlusses und Contactes wie ohne dasselbe zu Stande kommen können, so ist das eine Erscheinung, die die Wahrscheinlichkeit der Juxtapositionstheorie als eines causalen Agens in unseren Augen bedeutend herabsetzt. Nicht nur Contact und Grösse der neu angelegten Organe bestimmen die Lage derselben; die Nymphaeaceen zeigen deutlich, dass die Primordien nicht an Stellen des Druckminimums entstehen, dass sich die Vegetationsspitzen nicht „wie halbplastische Masse verhalten, die alle Ecken ausgiesst“ (Schumann p. 500), sondern in ihrem Wachsthum und in ihren Differenzirungen inneren, fest bestimmten Gesetzen folgen.

Ohne dieser Frage hier näher zu treten, bemerke ich noch, dass die alten Nymphaeaceen-Rhizome häufig Beispiele für die Richtigkeit der Annahme liefern, dass es Druckverhältnisse sind, die die spätere Lage der schon angelegten, in gegenseitigem Contacte stehenden Organe causal erklären. Was jedoch die erste Anlage der seitlichen Organe anbelangt, so entspricht zwar der thatsächliche Befund in vielen Fällen des Pflanzenreiches den Forderungen der Juxtapositionstheorie, dass die Neubildungen sich in die weiteste Lücke zwischen die schon vorhandenen Bildungen an den Vegetationskegeln einschieben, aber in diesen Fällen bringt uns die Theorie bloss ein Constatiren der Thatsachen, aber gar keine causale Erklärung derselben.

---

### Verzeichniss der citirten Litteratur:

- Arcangeli, in Nuovo Giorn. bot. italiano 1889, p. 122, 138, 286.  
 Baillon, Histoire des plantes. Monographie des Nymphaeacées. 1871.  
 Caspary, I. Nymphaeaceae in „Natürliche Pflanzenfamilien“ III. Th. 2. Abth. 1891.  
 — — II. in Flora brasiliensis. Vol. IV pars II.  
 — — III. Nymphaeaceae a Frederico Welwitsch in Angola lectae in Jornal des sciencias mathematicas, physicas e naturaes. Lisboa 1873.  
 — — IV. Nymphaeaceae in Annales Musei bot. Lugd.-Batavi. Vol. II p. 241.  
 Dutailly, Sur le Nuphar luteum, Bull. mens. de la Soc. Linnéenne de Paris 1877. Nr. 14, 15.  
 Eichler, Blüthendiagramme.  
 Engler, Beiträge zur Kenntniss der Antherenbildung der Metaspermen. Berlin 1875.  
 Fischer, H., Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. Breslau 1890.  
 Goebel, K., I. Pflanzenbiologische Schilderungen II. Theil. 1893.



- Goebel, K., II. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane.  
 — — III. Zur Entwicklungsgeschichte des unterständigen Fruchtknotens. Bot.  
 Ztg. 1886.
- Henfrey, A., On the Anatomy of the Stem of *Victoria regia*. Phil. Trar. 1852.
- Payer, J., Traité d'organogénie comparée de la fleur.
- Pfeiffer, Die Arillargebilde der Pflanzensamen. Leipzig 1891.
- Raciborski, Zur Morphologie des Zellkernes der keimenden Samen. 1893.
- Schrenk, J., On the Histology of the vegetative Organs of *Brasenia pectata*.  
 Pursh. (Torrey Bot. Club. 1888.)
- Schumann, K., Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss. 1890.
- Seidel, C., Zur Entwicklungsgeschichte der *Victoria regia*. Nova Acta. 1869.
- Strasburger, E., Die Angiospermen und die Gymnospermen. 1879.
- Trécul, A., II. Études anatomiques et organogéniques sur la *Victoria regia* etc.  
 1852.
- — II. Recherches sur la Structure et le développement du *Nuphar lutea*.  
 Ann. sc. nat. III. Sér. IV. Band.
- Treviranus, L. C., Observationes circa germinationem in *Nymphaea* et *Euryale*.  
 Abh. d. II. Classe d. k. Akad. d. Wissensch. V. Bd. II. Abth.
- Weberbauer, A., Ueber die fossilen *Nymphaeaceen*-Gattungen *Holopleura* und  
*Cratopleura* und ihre Beziehungen zu der recenten Gattung *Brasenia*. Ber.  
 d. D. .b G. 1893. p. 366.

# Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen.

Von

A. J. Schilling.

In der jüngsten Zeit hat sich die biologische Forschung der Frage nach der Bedeutung jener Schleimmassen, mit denen die Wassergewächse ihre noch im Wachsthum begriffenen Theile umhüllen, mit besonders regem Interesse zugewandt. In früheren Jahrzehnten ist diese merkwürdige Schutzvorrichtung, welche in biologischer Hinsicht ein grosses Interesse darbietet, nur hin und wieder der Gegenstand gelegentlicher Beobachtungen gewesen. Auch in den neueren Arbeiten, welche sich mit den Wasserpflanzen beschäftigen, so z. B. in H. Schenck's „Vergleichenden Anatomie der submersen Gewächse“ ist von dieser Erscheinung nichts erwähnt. Erst in den letzten Jahren hat sich das Interesse des Biologen wieder mehr der Schleimbildung zugewandt. Vor allem hat K. Goebel<sup>1)</sup> in seinen Pflanzenbiologischen Schilderungen durch seinen Hinweis auf die Verbreitung dieser Schutzvorrichtung, sowie auf den Bau und Ausbildung ihrer Organe bei den verschiedenen Gruppen von Wassergewächsen einen Ausblick auf dieses in vieler Hinsicht interessante, aber noch gänzlich brach liegende Arbeitsfeld, durch dessen Bearbeitung eine grosse Fülle neuer Thatsachen zu Tage gefördert werden könnte, eröffnet. Von einer solchen Arbeit wären wohl auch nähere Aufschlüsse über die Bedeutung der Schleimbildung für das Leben der betreffenden Pflanzen zu erwarten. Denn es hat in der jüngsten Zeit nicht an Versuchen gefehlt, an die Lösung dieser interessanten Frage heranzutreten. Während E. Stahl<sup>2)</sup> in dieser Erscheinung ein Schutzmittel gegen den Angriff von Thieren erblickt, sucht Goebel

---

1) K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Bd., II. Lfg., pag. 232 ff.

2) E. Stahl, Pflanzen u. Schnecken, Jena 1888, pag. 80.



deren Zweck darin, dass sie die unmittelbare Berührung der in der Entwicklung begriffenen Pflanzentheile verhüten soll. Durch eine Reihe von Versuchen hat er diese seine Ansicht zu stützen versucht.

Alle diese Fragen im Zusammenhange zu erörtern, ist der Zweck der vorliegenden Arbeit, welche im pflanzenphysiologischen Institut der Universität München entstanden ist. Herr Prof. Dr. Goebel hatte mir diesen Gegenstand zur Bearbeitung in zuvorkommenster Weise überlassen und mir einen grossen Theil des Materiales, welches er von seinen Reisen mitgebracht hat, bereitwilligst für diesen Zweck zur Verfügung gestellt. Mit Freuden ergreife ich daher die Gelegenheit, auch an dieser Stelle meinen seitherigen Institutschef meines aufrichtigsten Dankes für die Anregung und Förderung, welche er mir bei meinen Studien zu Theil werden liess, zu versichern.

## Die Verbreitung der Schleimbildung bei den Wassergewächsen.

Die Schleimbildung geht von besonderen Haarbildungen aus, welche bei den verschiedenen Wassergewächsen manche Besonderheiten in ihrem Bau aufweisen. Bei der Untersuchung derselben musste nothwendigerweise auch das Zusammentreten der jungen Pflanzentheile zu einer festgeschlossenen Knospe näher ins Auge gefasst werden. Es ergaben sich hierbei sehr interessante Verhältnisse, welche zugleich die massgebenden Gesichtspunkte für die Eintheilung der verschiedenen Pflanzen in einzelne Gruppen abgeben mussten. Es konnte selbstverständlich bei einer derartigen Gruppierung keine Rücksicht auf die Stellung, welche die betreffenden Pflanzen im natürlichen System einnehmen, genommen werden.

### Phanerogamen.

#### I.

In diese Gruppe sind diejenigen Gewächse, welche als einziges Schutzmittel für ihre jugendlichen Organe Schleimbildung durch Haargebilde von einfachem Bau aufweisen, zu stellen. Hierher gehören die beiden Vertreter der zwischen den Nymphaeaceen und Ranunculaceen stehenden Familie der Cabombeaceen, *Brasenia peltata* Pursh. und *Cabomba aquatica* Aubl.

#### *Brasenia peltata* Pursh.

Alle bisherigen Untersuchungen über die Schleimbildung an Wasserpflanzen haben eigentlich von dieser Pflanze ihren Ausgang genommen. Denn von allen bekannten Wasserpflanzen hat wohl keine schon von

jeher wegen dieser auffallenden Erscheinung die Aufmerksamkeit der verschiedenen Forscher in so hohem Maasse für sich in Anspruch genommen als *Brasenia peltata*. A s a G r a y mag wohl derjenige Forscher gewesen sein, welcher zum ersten Male auf die mächtigen Schleimüberzüge, welche die jungen Organe dieser Pflanze bedecken, aufmerksam gemacht hat. In seinen *Genera Florae Americae Borealis Orientalis* spricht er sich darüber folgendermassen aus: „The jelly by which the stalks etc., are thickly coated, I find to arise from the rapid formation and rupturing of successive epithelial cells, in the same way that, mucilage is formed on the surface of animal mucous membranes.“ Da diese Schilderung den thatsächlichen Verhältnissen nicht entspricht, so gewinnt es den Anschein, als ob Gray eine eingehendere Untersuchung über die Ursache dieser Erscheinung nicht angestellt hätte. Diese war dem inzwischen verstorbenen Joseph Schrenk, welcher in seiner kleinen, aber sehr werthvollen Arbeit: *On the Histology of the Vegetative Organs of Brasenia peltata Pursh.* eine sehr interessante Darstellung über den Bau und die Entwicklung der Schleimhaare bei der in Rede stehenden Pflanze gegeben hat, vorbehalten. Bedauerlicher Weise musste diese Abhandlung fast völlig unbeachtet bleiben, da sie in einer sehr schwer zugänglichen amerikanischen Zeitschrift, dem *Bulletin of the Torrey Botanical Club* (February 1888) zur Veröffentlichung gekommen ist<sup>1)</sup>. Im Laufe des verflossenen Jahres sind noch weitere Untersuchungen über die Schleimbildung von *Brasenia peltata* veröffentlicht worden. Vor Allem hat sich K. G o e b e l in dem dritten Bande seiner biologischen Schilderungen bei der Besprechung der besonderen Lebensbedingungen der Wasserpflanzen und der damit im Zusammenhang stehenden Struktureigenthümlichkeiten derselben sehr eingehend mit dieser Erscheinung beschäftigt. Ausserdem hat Ida A. Keller in einer kleinen Abhandlung: „The Glandular Hairs of *Brasenia peltata* Pursh.“ in den *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* (Part I January—March 1893) eine ausführliche Schilderung der Schleimhaare und deren Bedeutung geliefert.

Bei einer so vielseitigen Durcharbeitung eines Gegenstandes, wie dieser, ist es mir natürlich nicht mehr möglich zu den bereits bekannten Thatsachen wesentliche neue Beobachtungen hinzuzufügen.

---

1) Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Hermann Schrenk, des Sohnes des verstorbenen Verfassers, bin ich in den Besitz dieser Abhandlung gelangt. Ich ergreife an dieser Stelle mit Freuden die Gelegenheit ihn meines verbindlichsten Dankes für den mir hierdurch geleisteten Dienst zu versichern.



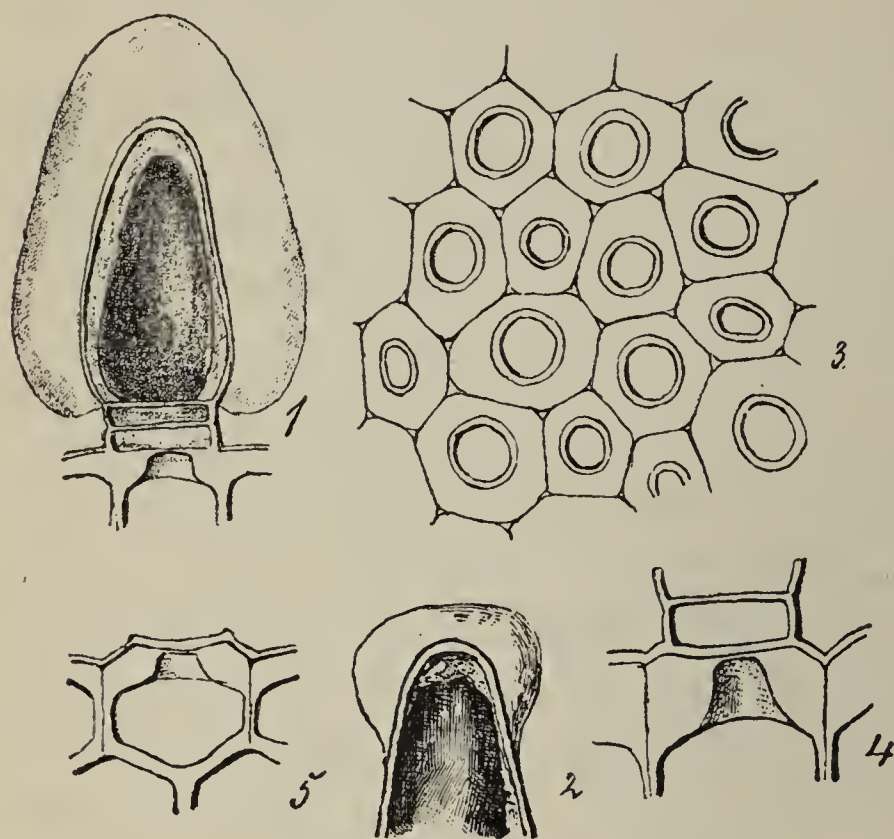
Bei *Brasenia peltata* sind die jungen Blätter und Blüthen in einer Knospe eingeschlossen, welcher keine besonderen Schutzorgane, etwa in Form von Stipeln beigegeben sind. Auch die Verbreiterung des Blattgrundes, welche bei vielen Wasserpflanzen zum Schutz der jugendlichen Organe dienen muss, findet hier nicht statt, so dass diese infolge dessen während ihrer Entwicklung stets mit Wasser in Berührung sein müssen. Als einziges Schutzmittel besitzen sie einen ausserordentlich dichten Haarbesatz, welcher sie bis zum Abschluss ihrer Ausbildung mit einer dicken Schleimschicht versieht.

Die Blätter dieser Pflanze sind sammt und sonders Schwimmblätter, welche an der Sprossachse abwechselnd angeordnet sind. Im ausgewachsenen Zustande besitzen sie einen langen und dünnen Stiel und eine schildförmige Spreite von kreis- bis eirunder Gestalt. Diese ist im Jugendzustande nach einwärts zusammengerollt. Der Schleimüberzug ist bei den älteren Blättern meistens bis auf geringe Spuren verschwunden, während er die jüngeren Blätter bis zu ihrer Entfaltung in einer Höhe überdeckt, welche oftmals bedeutender ist, als die Dicke des betreffenden Pflanzentheiles beträgt. Die Haargebilde, welchen er seinen Ursprung verdankt, verbreiten sich auf die Oberfläche des Rhizomes, sowie der übrigen Sprossachsen, ferner auf dem ganzen Blattstiel und auf der Unterseite der Blattspreite. Die Oberseite der letzteren bleibt vollkommen kahl, da sie nirgend mit dem Wasser in unmittelbare Berührung kommt. Während der Entwicklung des Blattes ist die Spreite desselben noch fest zusammengerollt, wodurch das Eindringen des Wassers mindestens sehr erschwert wird, und im ausgewachsenen Zustand schwimmt dieselbe auf der Oberfläche der Seen und Teiche, so dass sie nur mit ihrer Unterseite mit dem Wasser in Berührung kommt. Nach den Angaben von Schrenk soll auch auf der Unterseite der Spreite derjenige Theil derselben, welcher sich zwischen dem Blattrande und den Anastomosen der Gefässbündel befindet, von Haaren vollkommen entblösst sein, weil sich dort die Wasserporen, welche durch den Schleim verstopft werden könnten, befinden. Ich habe die Blätter ebenfalls daraufhin untersucht, wobei sich ergab, dass die Wasserspalten an denjenigen Stellen, wo die Gefässbündel zusammentreffen, in grosser Anzahl vorhanden sind. Die Vertheilung der Schleimhaare ist indessen an dieser Stelle keine andere als an den übrigen Theilen des Blattes.

Auch die Blüthenstiele zeichnen sich durch einen sehr dichten Haarbesatz aus, welcher die Bildung der mächtigen Schleimüberzüge auf denselben veranlasst.

Bei der Verschiedenheit in ihrer äusseren Gestalt, zeigen die Schleimhaare eine grosse Einheitlichkeit in ihrem Bau (Fig. 1). Sie sitzen auf einer Epidermiszelle, welche sich von ihren vier bis fünf angrenzenden Zellen durch ihre geringere Grösse unterscheidet, worauf bereits Jos. Schrenk und Ida Keller hingewiesen haben, und stehen mit ihr durch einen grossen Tüpfel, welcher die Scheidewand zwischen beiden durchsetzt, in Verbindung. Ihre Endzellen, denen die Bildung des Schleimes

obliegt, werden von einem kleinen Fussstück aus zweiniedrigen Zellen, deren Querwände nicht, deren Längswände dagegen sehr stark verkorkt sind, getragen. Sie sind an den noch im Wachsthum begriffenen Theilen viel grösser und schlanker gebaut, als an ausgewachsenen. In der Regel besitzen sie eine keulenförmige Gestalt. Zuweilen trifft man aber



auch solche an, welche entweder an dem Grunde oder aber an der Spitze sich gabelig verzweigen. Alle diese Formen sind in den Arbeiten, welche die Schleimbildung von *Brasenia peltata* behandeln, beschrieben und abgebildet worden.

Die Wand dieser Zelle, welche auf ihrer Oberfläche mit einer derben Cuticula überzogen ist, weist eine deutlich sichtbare Schichtung auf. Sie besteht, von den äussersten Schichten abgesehen, aus reiner Cellulose, wie man sich durch Behandlung mit Jodjodkalium oder Chlorzinkjod leicht überzeugen kann.

Der Inhalt der Zelle wird von einem spärlichen Protoplasma, welches einen kleinen unscheinbaren Kern einschliesst, gebildet<sup>1)</sup>. Dasselbe bildet einen dünnen Beleg an der Wand, da das Innere der Zelle von einer oder mehreren grossen Vacuolen eingenommen wird. Durch seine Thätigkeit entsteht ein besonderer, seiner chemischen

1) Nach den Angaben von Jos. Schrenk, welcher seine Beobachtungen an lebendem Material angestellt hat, soll dasselbe sehr lebhaft Strömungen zeigen.



Zusammensetzung nach noch unbekannter Körper, welcher einen Ballen bildet, welcher auf Kosten der Vacuolen sich vergrössert, bis er den ganzen Innenraum der Zelle ausfüllt, wodurch der Protoplast zu Grunde gerichtet wird. Die Ueberreste desselben sind meistens an den beiden Enden und zuweilen auch in der Mitte der Zelle noch wahrzunehmen. Auf Grund seiner Untersuchungen hatte Schrenk angenommen, dass diese Massen Schleim seien, mit welchem sie in mancher Beziehung übereinstimmen. Diese Annahme ist dadurch hinfällig geworden, dass Raciborski<sup>1)</sup> den Nachweis geliefert hat, dass in den Haarbildungen vieler Wassergewächse ein besonderer Körper, welcher auf Vanillin-Salzsäure sich kirschroth färbt, gebildet wird. Auch bei den Schleimhaaren von *Brasenia peltata* ist dies der Fall. In einem späteren Capitel dürfte sich Gelegenheit bieten, auf diesen Gegenstand noch einmal zurückzukommen.

Wenn die Haare zur Bildung des Schleimes übergehen, bieten sie einen eigenthümlichen Anblick dar. Jede Endzelle derselben ist nämlich von einem über dem Fussstück festgehefteten Sack, welcher zuweilen doppelt so dick und doppelt so lange als diese ist, umgeben. Das Innere desselben ist mit Schleim ausgefüllt. Diese Erscheinung kommt auf die nämliche Weise zu Stande, wie bei den Schleimhaaren anderer Wasserpflanzen. Es hebt sich nämlich die Cuticula, welche im vorliegenden Falle einer ganz ungewöhnlichen Dehnung fähig ist, von der Wand der Zelle ab und wird durch den Schleim, welcher sich in grossen Massen darunter ansammelt, in die Höhe gehoben, wobei sie eine ganz ausserordentliche Erweiterung erfährt. (Fig. 2). Schliesslich wird die Endzelle des Haares von einer mächtigen Schleimbeule, welche in den ersten Anfängen ihrer Entstehung eine kleine blasige Auftreibung an der Spitze oder an den Seiten derselben darstellte, umgeben. Ihr Inhalt zeigt zuweilen eine Zusammensetzung aus einzelnen Schichten, welche durch verschiedenes Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet sind. Nach meiner Ansicht ist diese Erscheinung auf einen Unterschied in der Verquellung, welche die einzelnen verschleimenden Schichten der Zellwand erfahren haben, bedingt.

Zur Bildung einer solchen Schleimbeule ist ein jedes Haar nach meiner Auffassung nur ein einziges Mal im Stande. Denn nirgends liessen sich irgend welche Anhaltspunkte dafür finden, dass eine

1) Raciborski, M., Ueber die Inhaltskörper der *Myriophyllum* trichome, Ber. d. D. B. G., Jahrgang 1893, Heft 6, pag. 348—352.

mehrmalige Wiederholung dieses Vorganges stattfinden könnte. Wenn daher Ida A. Keller dennoch von einer solchen spricht, so glaube ich hiernach annehmen zu dürfen, dass sich diese ihre Ansicht auf eine unrichtige Deutung der gefundenen Thatsachen gründet. Es lehrt dies ein Blick auf die Zeichnung, welche sie davon gegeben hat. An dem Schleimhaar sind drei Umhüllungen wahrnehmbar. Nach meiner Ansicht ist nur die äussere als die Cuticula aufzufassen, während von den beiden inneren die eine als die eigentliche Wand der Zelle und die andere als die Umgrenzung des Zellinhaltes, welche von einer derberen Hülle umzogen zu sein scheint, angesehen werden müssen.

Wenn sich unter der Cuticula so viel Schleim angesammelt hat, dass sie dem auf ihr lastenden Druck nicht mehr länger Stand halten kann, wird die Schleimbeule gesprengt und ihr Inhalt quillt aus der dabei entstandenen Oeffnung, welche durch den Druck der Schleimmassen der benachbarten Haare stets an deren Spitze verlegt ist, aus. Er fliesst alsdann mit dem freigewordenen Schleim anderer Haare zusammen und bildet eine einheitliche Schicht auf den jungen Theilen der Pflanze. Die Mächtigkeit derselben ist so bedeutend, wie sie kaum eine andere Wasserpflanze mehr aufweisen mag. Es kann dies umsoweniger Befremden erregen, als die Haare so dicht zusammenstehen, dass nach Schrenk's Zählungen ungefähr 560 derselben auf einer Blattfläche von einem Quadratmillimeter zu finden sind. Die Schleimhüllen derselben berühren einander so enge, dass sie infolge ihrer gegenseitigen Abplattung keinen Zwischenraum zwischen sich frei lassen (Fig. 3). Diese massenhafte Schleimbildung wird den Pflanzensammlern häufig sehr unangenehm, da es ihnen durch dieselbe nicht gelingt, gute Herbarexemplare zu erhalten. Die Pflanze zerfällt nämlich gewöhnlich in Stücke, weil sie durch den Schleim beim Trocknen auf das Papier aufklebt.

Der Schleim selbst ist eine äusserst zähflüssige Masse, welche in Behandlung mit Jodjodkalium oder Chlorzinkjod eine braungelbe Färbung erhält. In conc. Salz-, Schwefel- und Salpetersäure löst er sich langsam auf, ebenso in conc. Essigsäure. In Osmiumsäure nimmt er eine blass stahlgraue Farbe zuweilen an, was wohl darauf zurückzuführen sein mag, dass aus dem Inneren der Zelle Stoffe ausgetreten sind, welche hier festgehalten werden. Bei solcher Behandlung färbt sich nämlich der Inhalt der Zelle, von welcher der Schleim stammt, stahlblau bis schwarz. Unter Einwirkung von conc. Kalilauge löst sich der Schleim sofort auf. Durch Corallin wird er roth und durch Nigrosin blau gefärbt. Diese Färbungen verschwinden gewöhnlich in



kurzer Zeit wieder, besonders wenn die Schnitte in Glycerin aufbewahrt werden. Ausserdem speichert der Schleim gewisse Anilinfarben, mögen sie in wässriger oder alkoholischer Lösung angewandt werden, in grossen Mengen in sich auf. Endlich gibt er mit essigsaurem Bleioxyd eine Fällung, die es ermöglicht, durch Zusatz einer stark verdünnten Kaliumbichromatlösung die Bildung von Chromblei zu veranlassen. Je nach dem Gehalt dieser Lösung wird bei dieser Reaction ein homogener bis feinkörniger Niederschlag von hellgelber Farbe erzeugt.

Die Entwicklung der Schleimhaare ist bereits von Jos. Schrenk in grossen Zügen beschrieben und durch einige Abbildungen erläutert worden. Auf Grund meiner Beobachtungen kann ich mich seinen Ausführungen nur anschliessen. Die Entwicklung der Schleimhaare lässt sich an einem jugendlichen Blatte sehr gut in ihrem ganzen Verlauf verfolgen, da von dem Rande bis zur Mitte alle Entwicklungszustände aufzufinden sind. Aus der Vergleichung derselben ergibt sich, dass ein jedes derselben aus einer Epidermiszelle hervorgeht, welche zu diesem Zwecke ihre Aussenwand über die Oberfläche ihrer Nachbarzellen emporzuwölben beginnt. Bei entsprechender Grösse schnürt sie durch eine Querwand eine Zelle ab, welche die weitere Ausbildung des Schleimhaares übernimmt. Aus ihr gehen durch wiederholte Theilungen die beiden Zellen des Fussstückes, sowie die Endzelle, welche die Schleimbildung übernimmt, hervor.

Wenn die jungen Pflanzentheile herangewachsen sind, beginnt sich deren Haarbesatz nach und nach zu lichten, bis er auf wenige Ueberreste verschwunden ist. Dieser Haarfall vollzieht sich in der Weise, dass zunächst die Endzelle, deren Schleimhülle meist schon längst entfernt ist, abfällt und alsdann das Fussstück nachfolgt (Fig. 4 und 5). Bevor dies aber geschehen kann, wird die Verbindung, welche zwischen der Epidermiszelle und dem ihr aufsitzenden Haar zum Zweck der Stoffzufuhr bestand, aufgehoben. Durch Einlagerung von Korkstoff wird deshalb der Tüpfel, welcher später noch an der Epidermiszelle erkennbar ist, geschlossen, so dass ein Eindringen von Wasser in deren Inneres unmöglich ist.

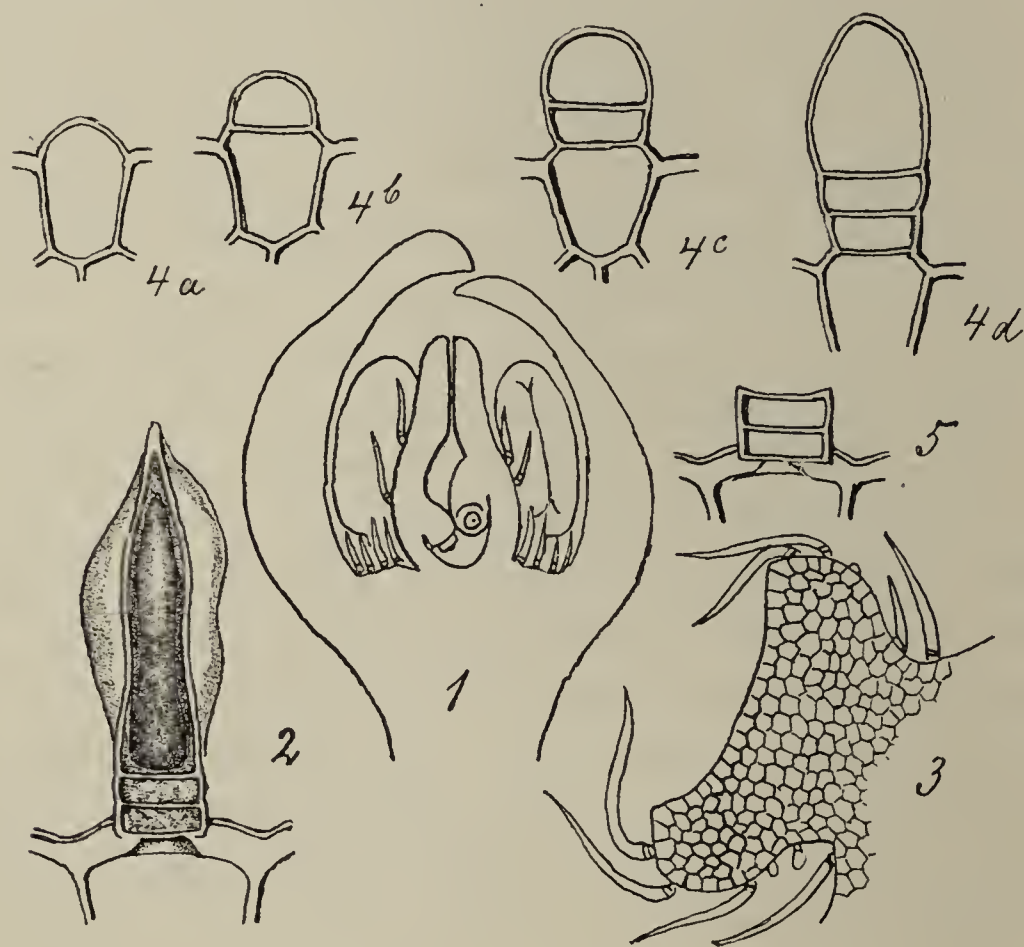
#### *Cabomba aquatica* Aubl.

*Cabomba aquatica* ist sowohl auf der Oberfläche der Sprossachsen, als auch der Blätter und Blüthen, dicht mit Schleimhaaren besetzt, welchen die Bildung jener Schleimüberzüge, mit denen dieselben im Zustande der Entwicklung überkleidet sind, obliegt. Die jungen

Blätter und Blüten sind hier nämlich ebenso, wie bei *Brasenia peltata* in einer Knospe vereinigt, welche aller weiteren Schutzmittel, wie sie bei anderen Wasserpflanzen durch Ausbildung von Stipulargebilden und Blattscheiden entstehen, entbehrt.

Die Blätter dieser Pflanze sind in zweierlei Formen ausgebildet. Die einen sind untergetaucht und besitzen infolgedessen eine vollkommen zerschlitzte Spreite, die andern dagegen schwimmen auf der Oberfläche des Wassers und weisen daher eine schildförmige Spreite von kreis- bis eirunder Form auf. Die Verbreitung der Schleimhaare ist bei beiden Blattformen eine verschiedene. Bei den Wasserblättern erstreckt sie sich auf beide Seiten der Spreite, während sie bei den Schwimmblättern nur auf die Unterseite derselben beschränkt ist. Die Blüte ist nicht nur aus-, sondern sogar inwendig mit Schleimhaaren besetzt. Im letzteren Falle haben sie am Grunde der Staubfäden und auf der Oberfläche des Fruchtknotens ihren Sitz (Fig. 1).

Die Schleimhaare sitzen auf einer Epidermiszelle, welche sich von ihren benachbarten Zellen durch viel geringere Grösse unter-



scheidet, auf und stehen mit dieser durch einen grossen Tüpfel, welcher die trennende Wand zwischen beiden durchsetzt, in Stoffaustausch (Fig. 2). Sie besitzen ein kleines Fussstück aus zwei niedrigen Zellen, welche stark verkorkte Längswände besitzen. Auf diesem erhebt sich die Endzelle, welche eine kegelförmige Gestalt besitzt und an



ihrem Ende in eine Spitze ausläuft. Eine solche Mannigfaltigkeit in der äusseren Form dieser Zelle, wie sie sich bei den Schleimhaaren von *Brasenia peltata* vorfindet, scheinen diese Haargebilde nicht aufzuweisen, da mir nirgends solche von anderer Gestalt bei meinen Untersuchungen begegnet sind. Bis auf die Spitze, welche eine gelbe Farbe erhält, färbt sich die Wand dieser Zelle bei Behandlung mit Chlorzinkjod sofort tiefblau, woraus hervorgeht, dass sie bis auf die äussersten Schichten, welche aus einem anderen Körper aufgebaut zu sein scheinen, aus reiner Cellulose besteht. Auf ihrer Oberfläche ist sie von einer feinen Cuticula überzogen. Ihr Inhalt besteht aus einem feinkörnigen Protoplasma mit einem kleinen linsenförmigen Kern. Dasselbe bildet einen dünnen Wandbeleg und umschliesst in der Mitte eine grosse Vacuole. Es tritt in die Bildung des Raciborski-schen Körpers ein, welcher sich dadurch auszeichnet, dass er mit Vanilinsalzsäure eine kirschrothe Farbe annimmt.

Wenn das Haar zum Abschluss seiner Ausbildung gekommen ist, geht es zur Schleimbildung über. Dieselbe vollzieht sich in der gewöhnlichen Weise. Es löst sich die Cuticula von der Zellwand ab und es entsteht dadurch zwischen beiden ein Raum, in welchem der Schleim gebildet wird. Dieser Vorgang führt anfänglich zur Entstehung einzelner kleinerer Schleimansammlungen auf der Oberfläche der Endzelle. Mit zunehmender Vergrösserung fliessen dieselben zu grösseren zusammen und bilden schliesslich eine grosse Schleimbeule, welche die Endzelle des Haares entweder ganz oder theilweise umgibt. Durch den in derselben herrschenden Druck wird die Cuticula gesprengt und ihr Inhalt ergiesst sich nach aussen, um sich mit den von anderen Schleimhaaren erzeugten Schleimmassen zur Bildung eines Ueberzuges auf den jungen Pflanzentheilen zu vereinigen. Der ausgetretene Schleim, welcher mit Jodjodkalium und Chlorzinkjod nur eine gelbe Farbe annimmt, ist zwar eine zähflüssige Masse, besitzt aber keine grosse Widerstandsfähigkeit gegen die quellende Wirkung des Wassers, so dass es oftmals schwierig ist, sich von seinem Vorhandensein zu überzeugen, weil er sehr rasch verquillt und verschwindet.

Das erste Auftreten der Haare lässt sich bis zu den frühesten Entwicklungszuständen der jungen Blätter und Blüthen zurück verfolgen. Die Bildung derselben ist eine äusserst üppige und rückt in dem Maasse auf die Oberfläche der neugebildeten Organe vor, als die Entwicklung derselben vorschreitet. Darum sind die Vegetationspunkte stets von einer grossen Anzahl von Haaren umstellt, und ebenso entwickelt sich auf jungen Blättern und Blüthen ein äusserst dichter

Haarbesatz, indem mit der Oberflächenvergrößerung derselben zwischen den bereits vorhandenen immer wieder jüngere Haare auftreten. Schon in einem sehr frühen Entwicklungszustande lassen die Schwimmblätter den auffallenden Unterschied in der Beschaffenheit ihrer beiden Blattflächen erkennen. Da die Oberseite der Spreite stets von Haaren entblösst ist, so werden zu ihrer Bedeckung die Schleimhaare, welche am Rande ihrer Unterseite sitzen, herangezogen. Die Endzelle derselben ist zu diesem Zweck so umgebogen, dass sie bis auf die Oberseite des jungen Blattes hinüberreicht (Fig. 3).

Die Entwicklung der Schleimhaare verläuft bei dieser Pflanze in eben derselben Weise, wie bei *Brasenia peltata*. Sie gehen aus Epidermiszellen hervor, welche ihre Aussenwände über die Oberfläche ihrer Nachbarzellen hervorwölben und unter mehrfachen Theilungen allmählich zu den eigenthümlichen Haargebilden auswachsen, welchen die Schleimbildung auf den jungen Pflanzentheilen obliegt (Fig. 4a—d).

Wenn die Schleimhaare ihren Zweck erfüllt haben, sterben sie ab. Trotz alledem verbleiben sie noch lange Zeit an Ort und Stelle, bis sie schliesslich zur Abstossung kommen. In der Regel fällt alsdann die Kopfzelle zunächst ab, während das Fussstück noch so lange an seiner Stelle sitzen bleibt, bis diejenigen Theile der Wand, durch welche die Stoffzufuhr von der Epidermiszelle nach dem Haare erfolgte, durch Einlagerung von Korkstoff für Wasser undurchdringbar geworden sind (Fig. 5). Wenn dies geschehen ist, fallen sie ebenfalls ab und verschwinden.

## II.

Diese Gruppe umfasst die Nymphaeaceen, bei denen sich besondere Organe an dem Aufbau der Knospe betheiligen. Dieselben sind bei *Nuphar luteum* als Haar- und bei *Nymphaea alba*, *Euryale ferox* und *Victoria regia* als Stipulargebilde entwickelt. Daneben weisen die sämtlichen Gewächse eine reichliche Schleimbildung an den einzelnen Bestandtheilen der Knospe, welche von besonderen Haarbildungen ausgeht, auf.

### *Nuphar luteum* Sm.

Bei *Nuphar luteum* und wohl auch bei allen übrigen Arten dieser Gattung betheiligen sich zum Unterschied von allen von mir untersuchten Nymphaeaceen keine Stipulargebilde an dem Aufbau der Knospen. An die Stelle derselben tritt eine äusserst dichte Behaarung, welche sich auf alle Blatt- und Blüthenorgane in der Knospe erstreckt,



selbst wenn sie kaum erst angelegt worden sind. Sie wurde bereits von Trécul<sup>1)</sup> wahrgenommen und abgebildet. Von den späteren Beobachtern<sup>2)</sup> wurde sie scheinbar übersehen, weil in deren Werken nichts davon erwähnt ist. Nur Schumann<sup>3)</sup> hat in jüngster Zeit auf ihre Bedeutung als Ersatz für die fehlenden Stipulargebilde hingewiesen.

Schon mit blosssem Auge lässt sich die Behaarung an der Knospe erkennen. Sie verschwindet erst in dem Augenblick, wo die neu-entstandenen Blattorgane soweit herangewachsen sind, dass sie ihre zuvor noch eingerollt gewesenen Spreitenhälften auszubreiten beginnen. Es erscheinen desshalb diejenigen Blätter, deren Spreite noch fest zusammengerollt ist, noch mit einem Ueberzug von langen, feinen Haaren überdeckt. Diese sind indessen hier nicht mehr so zahlreich, weil sie zum Theil schon abgestossen worden sind (Fig. 1). Anders dagegen verhält es sich mit den jüngeren Blattgebilden, welche die Knospe in sich birgt. Sie sind auf ihrer ganzen Oberfläche dicht mit Haaren besetzt und diese Behaarung erstreckt sich auch noch auf die Oberfläche der Internodien am Rhizom (Fig. 2). Bei ihrer beträchtlichen Länge, welche etwa einen halben Centimeter beträgt, ragen die Haare mit ihren freien Enden aus dem Innern der Knospe hervor, so dass sie schon mit blosssem Auge wahrzunehmen sind. Durch diese ausgiebige Haarbildung werden die jungen Organe in der Knospe auf allen Seiten mit einer dichten Umhüllung versehen, welche die bei anderen Nymphaeaceen ausgebildeten Stipeln wohl zu ersetzen im Stande ist.

Die hier in Frage stehenden Haargebilde sind folgendermaassen gebaut. Auf der über die Oberfläche ihrer Nachbarzellen etwas hervortretenden Epidermiszelle erhebt sich ein ungewöhnlich langer und dünner Faden, welcher aus einzelnen Zellen zusammengesetzt ist. An ihm gewahrt man das der Epidermiszelle aufsitzende Fussstück aus zwei oder drei verkorkten Zellen, welche sich nach oben hin becherförmig erweitern, um auf der so verbreiterten Fläche die

1) Trécul, Recherches sur la structure et le developpement du *Nuphar luteum* Annales des sciences naturelle III. 4 (1845) pag. 286—345.

2) G. Dutailly, Sur le *Nuphar luteum* Bull. mens. de la Société Linnéenne de Paris 1877, Nr. 14 pag. 110—112 u. Nr. 15 pag. 114—116. B. Jönsson, Jakttagelser öfver fructens sätt att öppna sig hos *Nuphar luteum* Sm. och *Nymphaea alba* L. Bot. Notis. 1889, pag. 49—59.

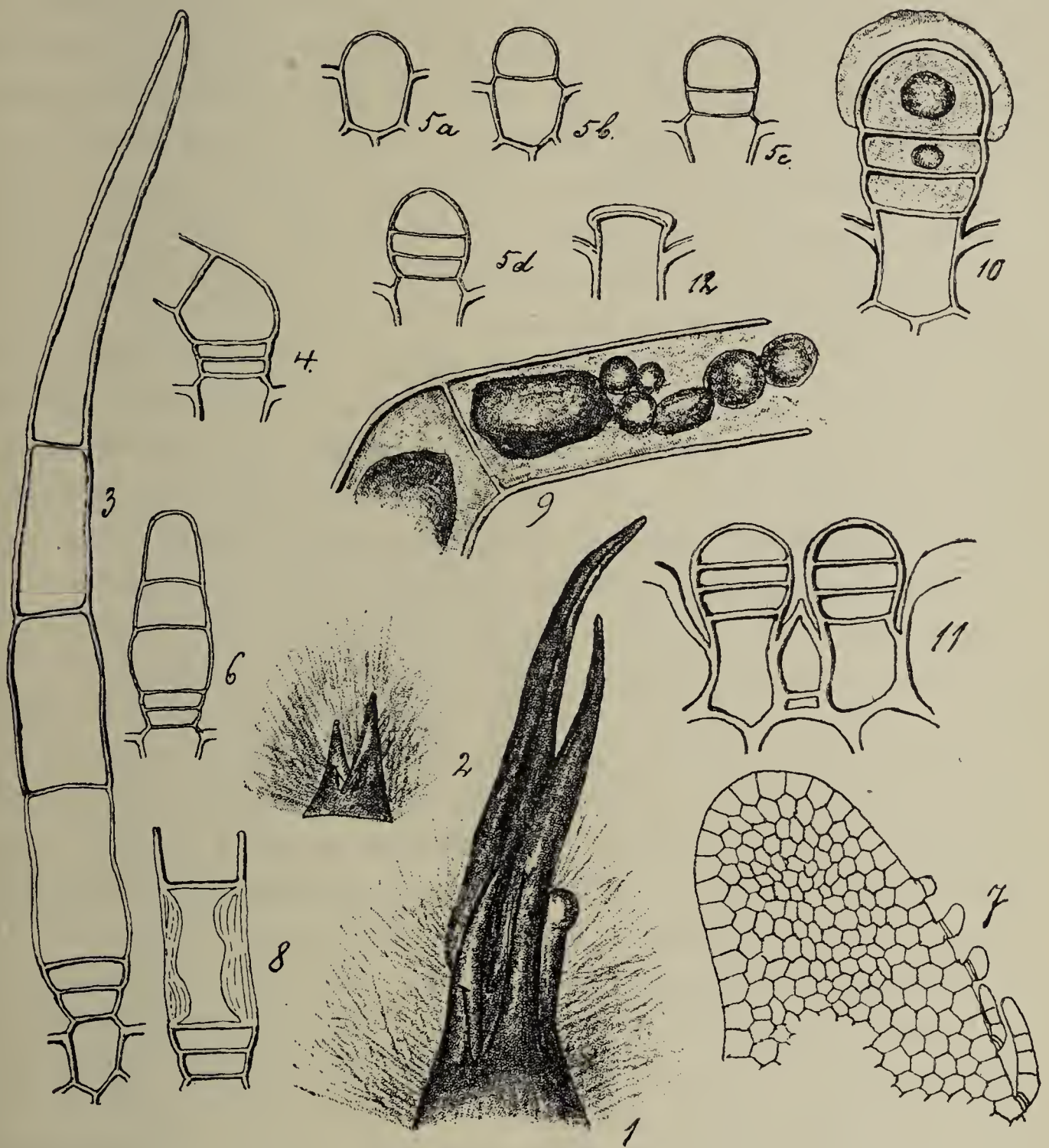
3) A. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss, 1890, pag. 197.

übrigen Zellen des Haares zu tragen (Fig. 3). Da die Haare stets in die Höhe gerichtet sind, ergeben sich durch die Unterlage, auf welcher sie aufsitzen, die Gestaltungsverhältnisse der Fusszellen. Die auf der fast wagrechten Oberfläche der Internodien sitzenden Haare stehen aufrecht, die an der Seite der jungen Blatt- und Blüthenorgane befindlichen dagegen müssen sich um einen gewissen Winkel krümmen, um ihr freies Ende ebenfalls aufwärts zu richten. Daher findet man die Zellen des Fussstückes so geformt, dass sich ihre Querwände im einen Falle in vollkommen wagrechter, im anderen dagegen in einseitig geneigter Lage befinden. Denn die gerade oder gekrümmte Form der Haare hängt ja nur einzig und allein von dem Verhalten der Fusszellen, welches in den gleichen oder ungleichen Wachstumsverhältnissen ihrer Längswände seine Erklärung findet, ab.

Auf der verbreiterten Fläche des Fussstückes sitzen (Fig. 3 u. 4) die übrigen Zellen des Haares auf, welche sich zur Bildung eines dünnen Fadens von mehr oder minder beträchtlicher Länge aneinanderreihen. Sie sind alle von annähernd gleicher Grösse und besitzen eine langgestreckte, cylindrische Form. Den Abschluss dieser Zellenreihe bildet eine Zelle, welche sich in ihrer Form von den übrigen etwas unterscheidet. Sie ist nämlich bedeutend mehr in die Länge gestreckt als diese und läuft nach ihrem stumpf abgerundeten Ende hin etwas zu. Bei der Uebereinstimmung in ihrer äusseren Form weisen doch einzelne dieser Zellen einen bemerkenswerthen Unterschied in der chemischen Beschaffenheit ihrer von einer gemeinsamen Cuticula überzogenen Wände auf. Es lässt sich schon ohne Weiteres erkennen, dass die erste, zuweilen aber auch noch die zweite an die Fusszellen sich anreihenden Zellen keine Wände von solcher Derbheit besitzen als die übrigen Elemente des Haares. Auffallender zeigt sich dies noch bei Anwendung geeigneter Reagentien. Durch Behandlung mit Schwefelsäure werden die Wände der in Frage stehenden Zellen sofort aufgelöst, während diejenigen der anderen einige, wenn auch nur kürzere Zeit deren Einwirkung widerstehen. Werden sie mit Chlorzinklösung in Berührung gebracht, so nehmen jene unter gleichzeitiger Verquellung sofort eine deutliche blaue Färbung an, wogegen diese sich anfangs gelb und erst nach und nach violett färben. Der Grund für dieses merkwürdige Verhalten dürfte wohl in einer Verschiedenheit in der Zusammensetzung der Cellulose, aus welcher die Wände der Zellen aufgebaut sind, zu suchen sein. Diejenigen Zellen, welche sich unmittelbar an die Fusszellen anreihen, besitzen Wände von reinem Zellstoff, wie sich aus deren Verhalten



gegenüber der Schwefelsäure und dem Chlorzinkjod ergibt. Die Wände der übrigen Elemente des Haares bestehen dagegen aus einer Cellulose, welche chemisch verändert zu sein scheint. Welcher Art die Verunreinigungen sein mögen, wodurch der Eintritt der reinen



Cellulosereaction in diesem Falle verhindert wird, liess sich nicht mit Sicherheit ermitteln. Die gleichzeitig beobachtete Sprödigkeit der betreffenden Zellen des Haares spricht für eine Einlagerung von anorganischen Stoffen in ihren Wänden.

Die sämtlichen Zellen des Haares besitzen im lebsthätigen Zustande nur ein spärliches Protoplasma, welches einen dünnen Beleg an den Wänden bildet. Dasselbe enthält einen kleinen, deutlich wahrnehmbaren Kern von linsenförmiger Gestalt und umschliesst eine einzige



grosse Vacuole, welche das Innere der Zelle vollständig ausfüllt. Sonstige Inthaltkörper von bekannter Form konnten in dem Protoplasten nicht aufgefunden werden. Dagegen finden sich zumal in den unteren Zellen des Haares vielfach theils einzeln, theils zu mehreren beisammen kleinere oder grössere Ballen von rundlicher oder länglicher Gestalt. Sie werden aus dem Protoplasma ausgeschieden und bestehen aus dem nämlichen Körper, welcher in den Schleimhaaren von *Brasenia peltata* gebildet wird. Derselbe färbt sich mit Vanillinschwefelsäure ebenfalls kirschroth, eine Erscheinung, welche in vielen Stücken an die bei der Phloroglucinreaction auftretende Färbung erinnert. Seine Verbreitung erstreckt sich nicht nur auf einzelne Zellen der Haare, sondern sogar auch auf die Gewebe an den jüngsten Theilen des Rhizomes. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass ihm eine besondere Rolle als Schutzmittel der Pflanze gegen Thierfrass zugesprochen werden muss. Es spräche dafür die Erfahrung der Gärtner, dass die Knospen von *Nuphar luteum*, sowie anderer Nymphaeaceen, niemals von Thieren, namentlich nicht von Wasserschnecken, angefressen beobachtet werden. Allerdings konnte der Grund hiefür auch wohl in dem massenhaften Vorkommen von Gerbstoff in diesen Pflanzen zu suchen sein.

Die Haare werden schon bei der Anlage neuer Organe an dem Vegetationskegel der Knospe gebildet. Sie treten immer in einem gewissen Abstand von dem Scheitel desselben auf, weil die Zellen des Dermatogenes offenbar erst in die Form von Epidermiszellen übergegangen sein müssen, bevor sich Haare daraus entwickeln können. Im Verlauf ihrer Entwicklung überziehen sich die jungen Organe, welche kaum erst als Höcker an dem Vegetationskegel ausgebildet wurden, auf ihrer ganzen Oberfläche mit Haaren, welche sich bei ihrer ständigen Grössenzunahme an Zahl vermehren, indem zwischen den bereits vorhandenen wieder einzelne von den benachbarten Epidermiszellen zu solchen auswachsen. Dies vollzieht sich in der Weise, dass eine solche Zelle ihre Aussenwand über die Oberfläche ihrer Nachbarzellen hervorwölbt und wenn sie zu einer entsprechenden Grösse herangewachsen ist, durch Theilung mittels einer periklinen Wand in zwei zerfällt. Aus der hierbei neuentstandenen Zelle entwickeln sich durch mehrmalige Wiederholung dieses Vorganges die übrigen Elemente, welche sich an dem Aufbau des Haares betheiligen. Auf diesem Wege entstehen zunächst die Fusszellen, welche klein bleiben und in ihre Längswände Korkstoff einlagern und hierauf die anderen Zellen, welche sich beträchtlich in die Länge strecken und deren Wände sich aus Cellulose von verschiedener Zusammensetzung



aufbauen. Von deren Anzahl und Grösse hängt die mehr oder minder beträchtliche Länge des Haares ab.

Durch diesen, soeben geschilderten Vorgang, welcher an dem Vegetationskegel ebenso, wie an allen anderen wachsenden Theilen der Knospe sich vollzieht, wird auf den jungen Organen bei ihrer Oberflächenvergrösserung mit zunehmendem Wachsthum eine gleichmässig dichte Behaarung herbeigeführt (Fig. 7). Die Bildung derselben hält mit der Entwicklung jener Theile demnach gleichen Schritt. Daher sind nicht nur die freiliegenden Theile eines Blattes, sondern sogar schon die noch eingerollte Blattspreite auf ihrer Unter-, niemals dagegen auf ihrer Oberseite bis zu den noch in lebhafter Ausbildung begriffenen Stellen schon dicht mit Haaren besetzt, welche alsbald auch auf diese vorrücken, bis sie den Rand des Blattes erreichen. Bei der Enge des Raumes, welcher zwischen den eingerollten Blatthälften vorhanden ist, entwickeln sich nur solche von geringerer Grösse und einfacherem Bau, als diejenigen auf der Mittelrippe, sowie auf den zu beiden Seiten derselben sich anschliessenden Theilen der Blattspreite, soweit ihre Oberfläche freigelegt ist. Auf den beiden Fusszellen erhebt sich nämlich in der Regel noch eine dritte Zelle mit verkorkter Wand, welche mit diesen zusammen die Krümmung des Haares bewirken, wodurch die ihr aufsitzende Endzelle sich auf die Unterseite des Blattes anlegt.

Während die Behaarung auf die jüngsten Theile der heranwachsenden Organe sich verbreitet, wird sie an der älteren unterdessen einem Wechsel unterworfen, welcher es erklärlich erscheinen lässt, wesshalb die Blätter sowie die Blüthen, welche auf einer früheren Entwicklungsstufe nur mit lang ausgewachsenen Haaren besetzt waren, in späterem Alter nur noch solche von geringerer Länge besitzen, welche vom Grund bis zur Spitze und von der Mitte bis zum Rande derselben an Grösse abnehmen. Die Abstossung der überflüssig gewordenen Haare erfolgt in der Weise, dass bei den Zellen, welche sich unmittelbar an die Fusszellen anreihen, eine Verquellung der Wände eintritt (Fig. 8). Diese wird durch den abweichenden Bau der letzteren, welcher sich in ihrer geringen Derbheit und in ihrem mikrochemischen Verhalten zu erkennen gibt, in besonderem Maasse befördert. Von dem abgefallenen Haare bleiben nur noch die Fusszellen übrig, auf denen meist noch grössere oder geringere Reste der verquollenen Zelle zu bemerken sind. Sie verbleiben noch längere Zeit an ihrer Stelle, bis sie nach eingetretener Verkorkung der darunter befindlichen Epidermiszelle abgestossen werden. Bei Gelegenheit des

Haarfalles treten die Ballen jenes merkwürdigen Körpers, welcher in den Zellen des Haares abgelagert worden war, mit dem Inhalt der verquollenen Zelle in das Wasser hinaus, worin sie sich noch einige Zeit erhalten und schliesslich zerfliessen (Fig. 9). Ob in diesem Vorgang eine Einrichtung zum Schutz der Pflanzen vor dem Angriff von Thieren zu erblicken ist, mag dahingestellt bleiben.

Zum Ersatz der abgefallenen Haare treten einzelne der am Fusse derselben liegenden Epidermiszellen in die Bildung solcher ein. Allein diese erreichen die Grösse der vorhergegangenen Generation nicht mehr. Mit vollständiger Ausbildung des Blattes haben auch sie ihren Zweck erfüllt und werden abgestossen.

Neben den bisher betrachteten besitzen die jungen Theile der Pflanze noch andere Haargebilde, welche die Bildung von Schleim auf ihrer Oberfläche bewirken. Ihre Verbreitung erstreckt sich nur auf die Blätter und Blüthen, aber niemals auf die Internodien am Rhizom. Sie scheinen auf diesen Organen erst von einem bestimmten Alter ab in grösserer Anzahl aufzutreten. Es mag dies mit dem Eintritt des Haarwechsels zusammenhängen. Denn auf den jüngeren Theilen der Knospe, welche bis zu einer gewissen Entwicklungsstufe von langen Haargebilden besetzt sind, sind sie nur in ganz verschwindend geringer Anzahl aufzufinden. Mit zunehmender Grösse derselben scheinen sie in dem Maasse an Zahl zuzunehmen, als die ursprünglich vorhandenen Haare abgestossen und durch kleinere ersetzt werden.

Die Schleimhaare besitzen einen sehr einfachen Bau, welcher manche Uebereinstimmung mit demjenigen der anderen Haargebilde aufweist (Fig. 10). Auf der Epidermiszelle, aus welcher sie hervorgehen, erhebt sich ein becherförmiges Fussstück, welches aus zwei Zellen mit verkorkten Längswänden besteht. Auf diesem sitzt eine einzige kopfförmige Zelle auf. Ihre von einer feinen Cuticula überzogene Wand besteht von den äussersten Schichten abgesehen, aus Cellulose, welche in concentrirter Schwefelsäure sofort aufgelöst und mit Chlorzinkjod azurblau gefärbt wird, und ihr Inhalt aus einem feinkörnigen Protoplasma mit Kern und Vacuole, welches einen Stoff von unbekannter chemischer Beschaffenheit in Form kleiner runder Ballen ausscheidet. Derselbe befindet sich in vollständiger Uebereinstimmung mit demjenigen, welcher in den Zellen der langen Haargebilde vorkommt. Die Zelle bewirkt die Bildung des Schleimes. Zu diesem Zweck löst sich die Cuticula von der darunter befindlichen Zellwand los, wodurch zwischen beiden ein Raum entsteht, in dem der Schleim abgelagert wird. Es entsteht dadurch über der ganzen



Zelle allmählich eine Schleimbeule, welche mit zunehmender Erweiterung gesprengt und entleert wird.

Ebenso wie die anderen Haargebilde, so entwickeln sich auch die Schleimhaare aus einer Epidermiszelle, die ihre Aussenwand hervorwölbt und bei Erlangung einer bestimmten Grösse durch Theilung in zwei Zellen zerfällt (Fig. 5a—d). Von diesen wächst die neu-entstandene weiter, um nach zweimaliger Wiederholung dieses Vorganges die Ausbildung des Haares abzuschliessen. Auf diesem Wege entsteht ein Gebilde von solch einfachem Bau, wie es zuvor geschildert worden ist. Wenn es herangewachsen ist, geht es zur Bildung des Schleimes über.

Entsprechend der Verbreitung der Schleimhaare erstreckt sich diese sowohl auf die freiliegenden, als auch auf die eingerollten Theile der Blätter. Infolge dessen sind die Zwischenräume in den eingerollten Blatthälften vollkommen mit Schleim erfüllt, in welchem sich mit besonderer Vorliebe Bacterien einzunisten scheinen.

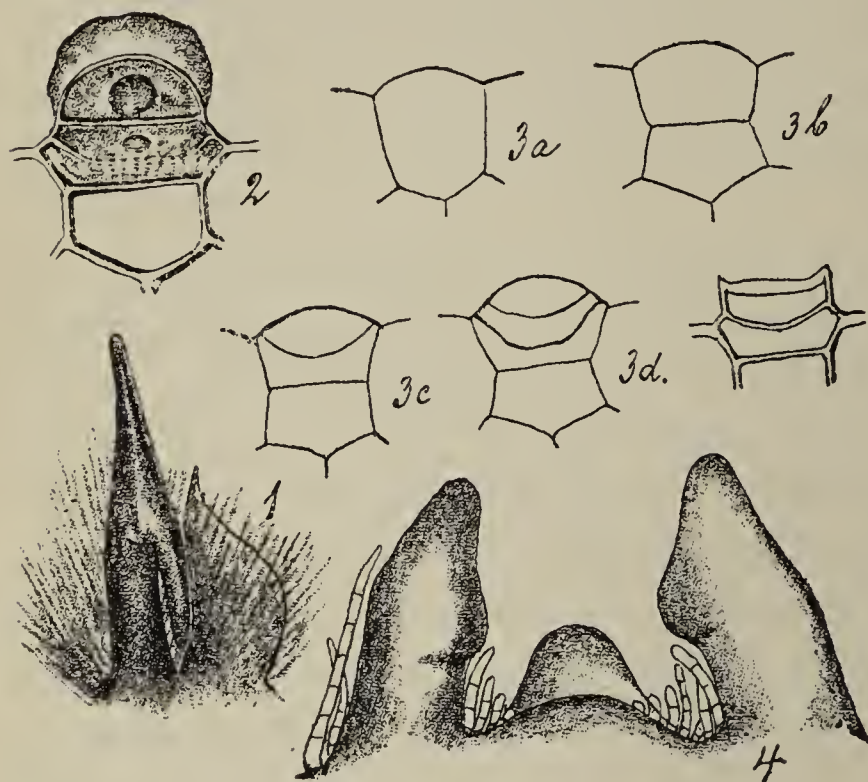
Die Schleimhaare, welche in die Epidermis der jungen Organe etwas eingesenkt zu sein pflegen (Fig. 11), fallen nach Erfüllung ihrer Function ab. Es geschieht dies lange nach dem Verschwinden der übrigen Haargebilde. Meistens stirbt zunächst die der Schleimbildung dienende Zelle ab und das Fussstück verbleibt noch längere Zeit an seiner Stelle, bis es nach eingetretener Verkorkung der darunterliegenden Epidermiszelle ebenfalls abgestossen wird (Fig. 12).

Zum Schlusse sei noch bemerkt, dass zwischen Land- und Wasserformen von *Nuphar luteum* ein auffallender Unterschied in der Durchführung des Knospenschutzes durch die beiden Formen von Haargebilden nicht festzustellen ist.

### *Nymphaea alba* L.

Bei dieser Pflanze betheiligen sich an dem Aufbau der Knospe Stipulargebilde, welche die jungen Blätter in derselben einhüllen. Sie sitzen mit ihrem stark verbreiterten Grunde dem Rhizome auf und besitzen eine spitz zulaufende Spreite, deren Ränder zurückgeschlagen sind. In ihrer Mitte befindet sich eine flache Rinne, welche das zugehörige Blatt derart in sich aufnimmt, dass es auf seiner nach innen gewandten Seite vollständig davon bedeckt wird (Fig. 1). Die in der Knospe vorhandenen Zwischenräume, in welchen die jungen Blüthen sitzen, sind vollkommen mit Haaren ausgefüllt, welche auf dem Internodium des Rhizomes aufsitzen und vermöge ihrer beträchtlichen Länge fast bis an die Spitze der jungen Organe hinanreichen. Auf

die Blätter und Blüthen selbst, sowie auf die Stipeln verbreiten sie sich nicht. Sie bestehen aus einer grossen Anzahl von Zellen, welche vom Grund bis zur Spitze an Grösse zunehmen und sich durch die verschiedene chemische Beschaffenheit ihrer Wände von einander unterscheiden. Die Fusszellen, von denen die unterste zwischen die ihr benachbarten Epidermiszellen etwas eingesenkt ist, besitzen im



ausgebildeten Zustande verkorkte Längswände, die übrigen Zellen, welche mit einer dünnen Cuticula überzogen sind, dagegen solche aus Cellulose, welcher fremde Stoffe beigemischt sein müssen, wodurch die für sie bezeichnenden Reactionen nur in unvollständiger Weise eintreten. Sie nehmen bei Behandlung mit Jod und Schwefelsäure oder Chlorzinkjod eine gelbbraune, zuweilen ins Violette über-

gehende Färbung an. Der Inhalt der sämtlichen Zellen besteht aus einem spärlichen Protoplasma mit einem kleinen unscheinbaren Kern. Dasselbe bildet nur einen dünnen Wandbeleg und umschliesst eine grosse Vacuole. Es scheidet einen Körper, der sich mit Vanillin-Salzsäure tiefroth färbt, in einzelnen Kügelchen aus, welche sich auf Kosten der Vacuolen vergrössern und zu einem grossen einheitlichen Ballen zusammenfliessen.

Die Entstehung dieser Haargebilde findet schon bei der Anlage neuer Blatt- und Blüthenorgane an dem Vegetationskegel der Knospe statt. Sie bilden sich aber nur an denjenigen Stellen, welche zu den Internodien des Rhizomes werden. Dies erfolgt auf die Weise, dass die Epidermiszellen nach beendigter Entwicklung sofort zu solchen auswachsen. Zu diesem Zweck wölbt sich diese etwas hervor und theilt sich, sobald sie die entsprechende Grösse erreicht hat. Die dabei auftretende Theilwand zerlegt sie in der Weise, dass die neu-entstandene Zelle sich nicht in ihrer ganzen Grösse über die Oberfläche der angrenzenden Epidermiszellen erhebt, sondern vielmehr mit ihrem unteren Theile zwischen dieselben eingesenkt bleibt. Sie setzt



ihr Wachsthum unter fortgesetzter Wiederholung des Theilungsvorganges fort, woraus das Haar hervorgeht. Auf einer früheren Entwicklungsstufe zeigen die Wände der einzelnen Zellen desselben auf Behandlung mit Chlorzinkjod bereits eine violette Farbe, welche im ausgewachsenen Zustande in der Regel nicht mehr eintritt. Denn die Cellulose erleidet im Laufe der Entwicklung des Haares eine sehr rasche Veränderung, welche nur eine gelbe Färbung der Zellwände bei Behandlung mit Jodpräparaten bewirkt. Mit der Oberflächenvergrößerung des heranwachsenden Rhizomes nehmen die Haare auf dem Internodium sehr rasch an Zahl zu, weil zwischen den bereits vorhandenen immer wieder neue auftreten. Durch den dichten Haarbesatz, welcher auf diesem Wege zu Stande kommt, werden alle zwischen den einzelnen Theilen der Knospe vorhandenen Räume vollkommen ausgefüllt und dem Zutritt des Wassers gewisse Schranken gesetzt.

Mit dem Abschluss der Blatt- und Blüthenentwicklung haben diese Haargebilde ihren Zweck erfüllt und sterben daher sehr bald ab. Da eine besondere Einrichtung zu ihrer Abstossung, wie sie die Haare von *Nuphar luteum* besitzen, hier nicht ausgebildet ist, so bleiben sie so lange an Ort und Stelle, bis sie zugleich mit den Stipeln, die ebenfalls zum Schutz der jungen Blätter in der Knospe gedient und diesen Zweck nun auch erfüllt haben, der Fäulniss anheimfallen.

Die seither behandelten Haargebilde hatten ihren Sitz auf den Internodien des Rhizomes. Anstatt deren besitzen die jungen Theile der Knospe Schleimhaare, deren Thätigkeit die Bildung von Schleimüberzügen auf denselben zuzuschreiben ist (Fig. 2). Diese Haarbildungen bedecken das Blatt, abgesehen von der Oberseite der Spreite, auf seiner ganzen Oberfläche. Auch die Blüthe ist auswendig vollständig damit besetzt. Die Stipeln dagegen tragen sie nur auf derjenigen Seite, welche dem zugehörigen Blatte zugewendet ist. Ihr Bau weicht von demjenigen der bei *Nuphar luteum* vorkommenden Schleimhaare insofern etwas ab, als sie sich nicht über die angrenzenden Epidermiszellen in ihrer ganzen Grösse erheben, sondern mit einem Theil ihres Fussstückes zwischen diese eingelassen sind. Es ist hier also nicht nur die Epidermiszelle, aus welcher das Haar gebildet worden ist, sondern auch die untere der beiden Fusszellen zum grössten Theil zwischen ihre Nachbarzellen eingesenkt. Die obere von diesen besitzt Längswände von nur ganz unscheinbarer Höhe, wodurch sie auch das Ihrige beiträgt, dass das ganze Fussstück kaum

über die Oberfläche der Epidermis hervortritt. Um eine gleiche Vertheilung des Raumes in beiden Zellen herbeizuführen, ist die ihnen gemeinsame Wand muldenförmig gebogen, wodurch sich die obere auf Kosten der unteren vergrössert. Beide besitzen verkorkte Wände. Die von ihnen getragene Kopfzelle, welche mit ihnen durch einen grossen Tüpfel in Stoffaustausch steht, ist bald grösser, bald kleiner entwickelt und besitzt in der Regel eine annähernd halbkugelige Form. Ihre, von einer dünnen Cuticula überzogene Wand besteht von den äussersten Schichten abgesehen, aus Cellulose, welche auf Behandlung mit Chlorzinkjod eine blaue bis blauviolette Farbe annimmt und ihr Inhalt aus einem körnchenreichen Protoplasma mit Kern und Vacuole. Zuweilen enthält er kleine kugelige Ballen des von Raciborski zuerst näher untersuchten Stoffes, der auf Einwirkung von Vanillin-Salzsäure eine rothe Färbung annimmt. Sie hat die Bestimmung, Schleim abzusondern. Zu diesem Zwecke löst sich die Cuticula von der Zellwand los und es entstehen dadurch zwischen beiden vereinzelt kleine Höhlräume, welche sich mit Schleim anfüllen. Dieselben nehmen nach und nach an Umfang zu und fliessen schliesslich zu einer einzigen Schleimbeule zusammen, welche die Zelle rings umgibt. Die Cuticula, die hierbei eine starke Dehnung erfährt, wird gesprengt und der Schleim ergiesst sich nach aussen, wo er mit den Schleimmassen, welche von den benachbarten Schleimhaaren gebildet wurden, zusammenfliesst, um auf den jungen Theilen der Pflanzen einen gleichmässigen Ueberzug zu bilden. Er besitzt dieselben Eigenschaften, wie derjenige, welcher von den Schleimhaaren an den jungen Theilen von *Nuphar luteum* ausgeschieden wird.

Die Schleimhaare entwickeln sich aus Epidermiszellen (Fig. 3a—d), welche zu diesem Zweck ihr Wachsthum fortsetzen, wobei sie sich nur wenig über die Oberfläche ihrer Nachbarzellen erheben und bald in eine Theilung eintreten. Von den beiden hierdurch entstandenen Zellen bleibt die eine tief zwischen den sie umgebenden Epidermiszellen eingesenkt, während die andere an der Oberfläche gelegen ist und demnach die weitere Ausbildung des Haares übernimmt. Nach einer nur geringen Vergrösserung tritt diese Zelle in eine Theilung ein, wobei die dabei auftretende Scheidewand sich an der gewölbten Aussenwand und zwar nahe am Rande derselben ansetzt. Sie ist uhrglasförmig gebogen, so dass die durch sie abgeschnittene Zelle die Gestalt einer Linse erhält. Diese setzt ihr Wachsthum fort, ohne sich dabei wesentlich zu vergrössern und theilt sich durch eine wagrecht verlaufende Wand, welche ihre Ansatzstelle



dicht über derjenigen der zuvor entstandenen hat. Damit findet die Ausbildung des Haares ihren Abschluss. Denn auf solche Weise sind die beiden Fusszellen, welche gleichsam ineinander geschachtelt sind und eine Endzelle, welche zu mehr oder minder bedeutender Grösse heranwachsen kann, entstanden. Die Wände der ersteren unterliegen im Verlauf ihrer Entwicklung der Verkorkung, diejenigen der letzteren der Verschleimung, wie bereits näher dargelegt worden ist.

Am Vegetationspunkt erscheinen die jungen Blatt- und Blüthenorgane vollständig kahl (Fig. 4). Das Auftreten der Schleimhaare ist erst an solchen zu bemerken, welche bereits eine beträchtliche Grösse erreicht haben. Auf den ersten Blick könnte diese Erscheinung zwar befremden; wenn man aber das Auftreten der Haare bei dieser Pflanze mit demjenigen bei *Nuphar luteum* vergleicht, so wird man zwischen beiden eine auffallende Uebereinstimmung in dieser Beziehung finden. Denn auch da treten sie zwischen den dort vorkommenden grösseren Haarbildungen erst auf, wenn die Organe bereits zu beträchtlicher Grösse herangewachsen sind. Die Haarbildung hält mit der Entwicklung der Organe gleichen Schritt. Sie rückt beim Blatt allmählich vom Grund bis zur Spitze und von der Mitte bis zum Rande vor, erstreckt sich aber niemals auf die Oberseite der Spreite. Die jungen Blüthenknospen sind zuletzt auf ihrer ganzen Oberfläche und die Stipeln auf der dem zugehörigen Blatte zugewandten Seite mit Haaren bedeckt. Durch die Thätigkeit derselben erhalten diese Organe einen Ueberzug von Schleim zum Schutz gegen das Eindringen des Wassers in ihre jungen, noch zarten Gewebe.

Sobald ein Blatt seine Ausbildung nahezu erreicht hat, tritt es unter Entfaltung seiner Spreite zwischen den Stipulargebilden hervor. Infolge der jetzt eintretenden Verquellung verschwinden die Schleimmassen und das Wasser erhält nun Zutritt zu allen davon bedeckt gewesenen Theilen des jungen Blattes. Die Schleimhaare haben ihren Zweck erfüllt und werden von der Pflanze abgestossen. Dies erfolgt in der Weise, dass die Endzelle, welche die Bildung des Schleimes bewirkt hat, unter Verquellung ihrer Wände zu Grund geht. Die beiden Fusszellen bleiben zurück, da sie mit den benachbarten Epidermiszellen in zu engem Verbande stehen, als dass sie ohne weiteres aus demselben treten könnten. Auf diese Verhältnisse wurde bereits an einer früheren Stelle hingewiesen. Durch nachträglich eintretende Verkorkung werden zuletzt auch noch die Tüpfel auf den Querwänden der Fusszellen, durch welche das Haar seither mit den darunter liegenden Geweben in Verbindung stand, geschlossen, so dass auf diesem Wege kein Wasser in das Innere der Pflanze gelangen kann.

*Euryale ferox* Salisb.

*Euryale ferox* zeigt zwar hinsichtlich des Knospenbaues eine grosse Uebereinstimmung mit *Nymphaea alba*, weist aber in Bezug auf den Bau und die Verbreitung der Schleimhaare einen wesentlichen Unterschied von derselben auf. So lange die jungen Blätter noch in ihrer Ausbildung begriffen sind, bleiben sie in der Knospe eingeschlossen. Zu seinem besonderen Schutz besitzt ein jedes derselben seine Stipel, welche mit ihrem verbreiterten Grunde dem Rhizome aufsitzt und eine spitz zulaufende Spreite mit flügelartig zurückgeschlagenen Rändern besitzt. Auf der Mitte dieser Blattgebilde befindet sich eine seichte Rinne, welche das zugehörige Blatt derart in sich aufnimmt, dass es auf seiner Vorderseite vollkommen davon bedeckt ist. Zur Ausfüllung der in der Knospe vorhandenen Zwischenräume dienen lange, dünne Haargebilde, welche auf den Internodien des Rhizomes ihren Sitz haben. Ein jedes derselben erhebt sich auf einer Epidermiszelle und besitzt ein kleines Fussstück aus zwei schmalen und niedrigen Zellen, deren Längswände stark verkorkt sind. Auf diesem sitzt der übrige Theil des Haares, welcher aus einer grossen Anzahl von Zellen sich zusammensetzt. Diese übertreffen die Zellen des Fussstückes ganz bedeutend an Länge und Dicke. Ihre Wände bestehen aus Cellulose, welcher offenbar fremdartige Bestandtheile beigemischt sein müssen, da sie selbst bei längerer Einwirkung von Chlorzinkjodlösung nur eine gelbe Färbung annehmen. In frühem Alter besteht der Inhalt dieser sehr dünnwandigen und von einer dünnen Cuticula überzogenen Zellen aus einem feinkörnigen Protoplasma mit einem kleinen linsenförmigen Kern. Dasselbe bildet einen dünnen Wandbeleg und umschliesst eine grosse Vacuole. Im weiteren Verlauf der Entwicklung tritt es in die Bildung des von Raciborski entdeckten Körpers ein, der sich im Innern der Zelle zu grossen Ballen vereinigt.

Die Entwicklungsgeschichte dieser Haare konnte ich in ihrem gesammten Verlauf nicht verfolgen, da mir für meine Untersuchungen keine Keimpflanzen zur Verfügung standen. Es kann indessen kaum einem Zweifel unterliegen, dass die Entwicklung dieser Gebilde in ihren wesentlichsten Zügen ebenso verläuft, wie bei *Nuphar luteum* und *Nymphaea alba*.

Wenn die Haargebilde ihren Zweck erfüllt haben, werden sie von der Pflanze abgestossen, nachdem zuvor die Verkehrswege, durch welche der Stoffaustausch vermittelt wurde, durch nachträgliche Einlagerung von Korkstoff in die seither unverkorkt gebliebenen Theile der Zellwände verschlossen worden sind. Da keine besondere Ein-

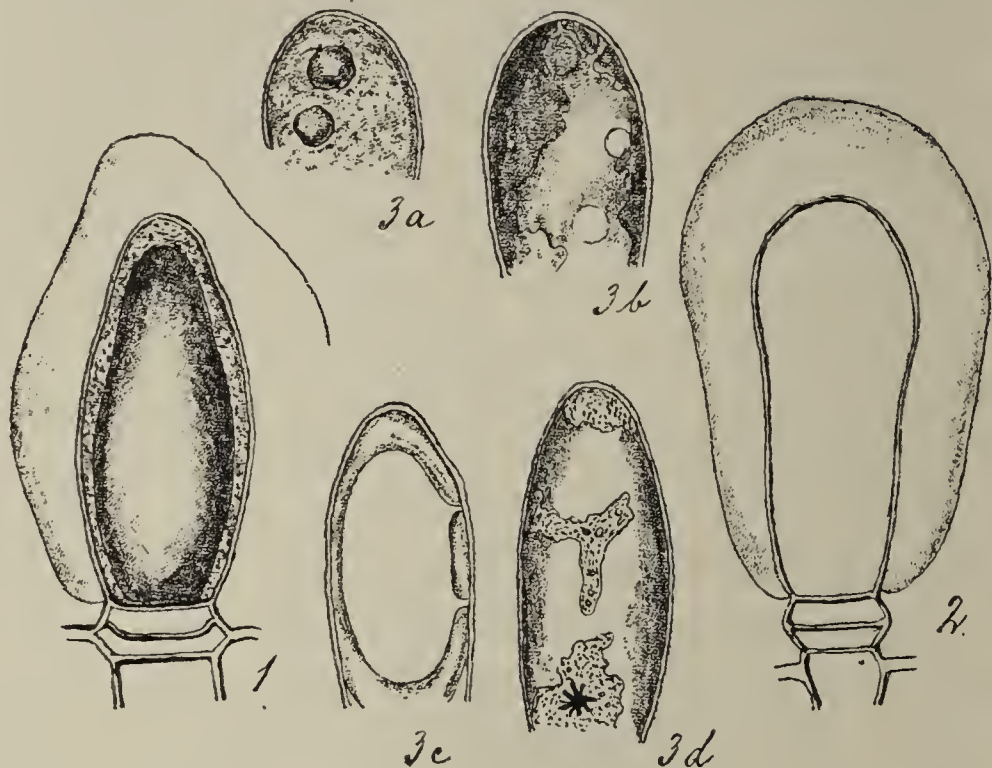


richtung für diesen Zweck getroffen ist, so verbleiben sie unter Umständen noch sehr lange an Ort und Stelle, bis sich der obere Theil des Haares von dem Fussstück lostrennt und verschwindet. Nach einiger Zeit folgt das letztere nach. Die bisher besprochenen Haargebilde sind in ihrer Verbreitung nicht etwa auf die Internodien des Rhizomes beschränkt, sondern finden sich sowohl auf dem Stiel des Blattes, wo sie am Grunde der Stacheln vereinzelt vorkommen, als auch auf der Spreite derselben, wo sie in grosser Anzahl auf den Rippen sitzen. Neben diesen haben noch diejenigen Haargebilde, welche der Schleimbildung dienen, ihren Sitz auf dem Blatt. Dasselbe ist in allen Theilen davon bedeckt. Es bildet in dieser Beziehung *Euryale ferox* und die nachher zu beschreibende *Victoria regia* einen merkwürdigen Gegensatz zu *Nuphar luteum* und *Nymphaea alba*. Während bei jenen also die Ober- und Unterseite des Blattes mit Haaren bedeckt ist, ist bei dieser nur die Unterseite der Blattspreite durch einen solchen Haarbesatz ausgezeichnet. Es lässt sich vermuthen, dass diese Verhältnisse bei *Euryale ferox* und *Victoria regia* durch die neben der Einrollung der ganzen Spreite einhergehende Faltung der zwischen den Rippen liegenden Theile des Blattes bedingt werden. Sie finden sich nämlich nur an den grösseren Blättern, wo sie freilich schon in frühen Entwicklungszuständen anzutreffen sind. Bei den ersten Blättern, welche an der Keimpflanze auftreten, findet noch keine Faltung der Spreite statt, und infolge dessen kommen die Schleimhaare, welche bis jetzt noch die einzige Haarform an denselben bilden, nur auf ihrer Unterseite vor.

Die Blüthe verhält sich in Bezug auf die Verbreitung der beiden erwähnten Haarformen ebenso wie das Blatt. Die Stipeln sind nur mit Schleimhaaren besetzt und zwar befinden sich dieselben nur auf derjenigen Seite, welche dem ihnen zugehörigen Blatte zugekehrt ist.

Die Schleimhaare bestehen aus einem Fussstück, mit welchem sie den Epidermiszellen aufsitzen und aus einer Kopfzelle, welche die Schleimbildung besorgt (Fig. 1 u. 2). Je nach dem früheren oder späteren Auftreten der Blätter zeigen sie einen Unterschied in dem Bau des Fussstückes. An Blättern von Keimpflanzen, deren Spreite wohl zusammengerollt, aber nicht gefaltet ist, entspricht dieser demjenigen, welcher an den Schleimhaaren von *Nymphaea alba* zu beobachten ist. Das Fussstück ist ebenfalls in die Epidermis eingesenkt und tritt infolge der eigenartigen Ausbildung der beiden Fusszellen nur sehr wenig über die Oberfläche derselben hervor (Fig. 1). Bei den später auftretenden Blättern, deren Spreite sowohl eingerollt als auch einge-

faltet ist, sitzt dasselbe frei auf der Epidermiszelle auf (Fig. 2). Es besteht ebenfalls aus zwei Zellen mit verkorkten Längswänden und besitzt kugelähnliche Gestalt. Die auf demselben aufsitzende Kopfzelle zeigt eine grosse Verschiedenheit in ihrer Form. In der Regel



ist sie in ihrem unteren Theile bauchig erweitert und läuft in ihrem oberen Theile bis zu ihrem stumpf abgerundeten Ende etwas zu. Häufig besitzt sie auch keulenförmige Gestalt. Ihre Wand besteht aus Cellulose, welche auf Behandlung mit Jod die bezeichnenden Reactionen gibt und ist auf ihrer Oberfläche mit einer dünnen Cuticula überzogen. Ihr Inhalt besteht aus einem spärlichen Protoplasma, in welchem ein kleiner unscheinbarer Kern vorhanden ist. Dasselbe umschliesst eine grosse Vacuole. Durch seine Thätigkeit entsteht der Raciborski'sche Körper, welcher anfangs in Form zahlreicher Kügelchen auftritt. Mit zunehmender Vergrösserung fliessen diese zu einem grösseren Ballen, welcher zuweilen den ganzen Innenraum der Zelle ausfüllt, zusammen (Fig. 3a—d). Bei der Einstellung auf den Rand des Haares beobachtet man, dass derartige Ballen einen Hohlraum umschliessen. Da dies manchmal in unvollkommener Weise geschieht, so erscheint die aus Myriophyllin bestehende Hülle von Löchern durchbrochen, wie dies die Figuren 3b—d erkennen lassen. Häufig beobachtet man alsdann das Auftreten kleiner drusenähnlicher Krystallbildungen von grüner Farbe.

Die Bildung des Schleimes geht bei *Euryale ferox* in der gewöhnlichen Weise vor sich. Es löst sich die Cuticula von der Zellwand ab und es wird in dem zwischen beiden dadurch entstehenden



Zwischenraum Schleim gebildet. Dieser Vorgang spielt sich anfangs nur an einzelnen Stellen auf der Oberfläche der Zelle ab. Die dadurch entstehenden Schleimansammlungen vergrössern sich nach und nach und fliessen zuletzt zu einer einzigen Schleimbeule, welche die Kopfzelle des Haares rings umgibt, zusammen. Nach einer Weile wird dieselbe gesprengt und ihr Inhalt tritt heraus. Derselbe fliesst mit den von den benachbarten Schleimhaaren abgeschiedenen Schleimmassen zur Bildung eines Ueberzuges auf den jungen Knospentheilen zusammen. Er ist in Wasser ungemein leicht quellbar, woher es kommt, dass er meistentheils nur mit vieler Mühe an der Stätte seines Ursprungs nachgewiesen werden kann.

Die Entstehung dieser Haarbildungen konnte sich leider nicht bis zu ihren Anfängen zurückverfolgen, da mir nicht das hierzu erforderliche Beobachtungsmaterial zur Verfügung stand. Ich muss daher auf eine Schilderung ihres ersten Auftretens auf den ersten Blattanlagen am Vegetationspunkt an dieser Stelle verzichten. Da bei zunehmender Oberflächenvergrösserung der wachsenden Organe zwischen den bereits vorhandenen Schleimhaaren neue auftreten, so war es dennoch möglich, wenigstens in die Entwicklungsgeschichte derselben einen Einblick zu gewinnen. Dieselbe verläuft in zweierlei Art und Weise, je nachdem ein Schleimhaar mit eingesenktem oder freistehendem Fussstück gebildet wird. In dem einen Falle erfolgt die Bildung desselben auf die gleiche Weise wie bei *Nymphaea alba*. Im andern Falle nimmt seine Entwicklung denselben Verlauf, wie bei *Nuphar luteum*, nur mit dem Unterschied, dass hier ein Fussstück mit cylindrischen Zellen gebildet wird, während dasselbe bei *Euryale ferox* eine kugelige Gestalt erhält.

Wenn die Schleimhaare ihre Bestimmung erfüllt haben, gehen sie nach einiger Zeit zu Grunde. Es wird dies dadurch eingeleitet, dass die Kopfzelle sich von dem Fussstück lostrennt und verschwindet, wenn die Zuleitungsbahnen, wodurch der Stoffaustausch mit den Haaren vermittelt wurde, durch nachträgliche Verkorkung der unverkorkt gebliebenen Membranthteile, welche als grosse Tüpfel auf den Querwänden der Fusszellen bemerkbar sind, unterbrochen worden sind. Die zwischen die Epidermiszellen eingesenkten Fussstücke der Haare verbleiben an Ort und Stelle, die frei auf den Epidermiszellen aufsitzenden treten über kurz oder lang aus dem Verbande mit der Pflanze, sie fallen ab und verschwinden. Bis dahin sind die Blätter und Blüthen schon so weit in ihrer Entwicklung vorgeschritten, dass sie bald über dem Wasserspiegel erscheinen, um sich dort zu entfalten.

*Victoria regia* Lindl.

Bei *Victoria regia*, welche seit ihrer Entdeckung durch Bonpland im Jahre 1801 und namentlich seit ihrer Einführung in die botanischen Gärten Europas um das Jahr 1846 nach den verschiedensten Richtungen durchgearbeitet worden ist, blieb die Bildung von Schleim, womit die jungen Theile in den Knospen stets überzogen sind, bis auf den heutigen Tag unbeachtet. Bei der näheren Durchsicht der im Laufe dieser Zeit über diese Pflanze erschienenen Litteratur<sup>1)</sup> liessen sich nur in einer der monographischen Arbeiten über die Wasserpflanzen von A. Trécul einige wenige Bemerkungen über die Beobachtung der zur Bildung des Schleimes dienenden Haargebilde auffinden. Dieser Forscher bemerkt in seiner unter dem Titel: „*Études anatomiques sur la Victoria regia*“ erschienenen Arbeit<sup>2)</sup> bei der Besprechung der Anatomie des Blattes Folgendes:

Les deux épidermes du limbe sont composés chacun d'une seule couche de cellules; à l'épiderme supérieur sont les stomates enclavés entre les cellules à parois un peu sinueuses à l'épiderme. Celui de la face inférieure n'en porte pas, mais il est muni des cellules arrondies, qui étaient la base de poils tombés dès le premier âge de la feuille, et qui sont dispersées au milieu des cellules polyédriques de cet épiderme de la même manière, qui les stomates le sont de l'autre côté.

Wie also hieraus ersichtlich ist, hat der Verfasser die Schleimhaare, welche während der Entwicklung des Blattes aufgetreten und mit dem Abschluss derselben bis auf die Fusszellen verschwunden sind, bereits beobachtet, ohne sich indessen über deren Zweck irgend welche Kenntniss zu verschaffen.

So lange die jugendlichen Blätter dieser Pflanze in der Knospe eingeschlossen sind, werden sie von Stipeln vollkommen eingehüllt. Diese Blattgebilde sitzen mit ihrem verbreiterten Grunde dem Rhizome so auf, dass sie der Vorderseite des zugehörigen Blattes zugewendet

---

1) Unger, Einiges über die Organisation der Blätter der *Victoria regia* Lindl. Sitzungsberichte der mathem.-naturw. Klasse der kais. Akademie der Wissenschaften 1853. Bd. XI, S. 1006 u. ff. — Caspary, Ueber die tägliche Periode des Wachsthumes des Blattes der *Victoria regia* Lindl. und des Pflanzenwachsthumes überhaupt. Flora 1856, Nr. 8—11. — Seidel, Zur Entwicklungsgeschichte der *Victoria regia* Lindl. 1869. — Baillon, Monographie des Nymphaeacées. Histoire de Plantes 1871 pag. 88—89.

2) Annales des sciences naturelles IV série 1 pag. 155 u. 156.



sind. Sie besitzen eine nach oben etwas zulaufende Spreite, deren Ränder flügelartig umgeschlagen sind, und bilden in der Mitte von zwei Leisten begrenzte flache Rinnen, in welche die jungen Blätter zu liegen kommen. Die sämtlichen Bestandtheile der Knospe sind ausserordentlich dicht auf dem Rhizom zusammengedrängt, wodurch die Internodien desselben ganz ungewöhnlich verkürzt sind. Daraus mag es auch wohl zu erklären sein, dass die sonst auf diesen auftretenden Haargebilde, welche bei den übrigen Nymphaeaceen zur Ausfüllung der Zwischenräume in der Knospe dienen, bei dieser Pflanze gänzlich fehlen.

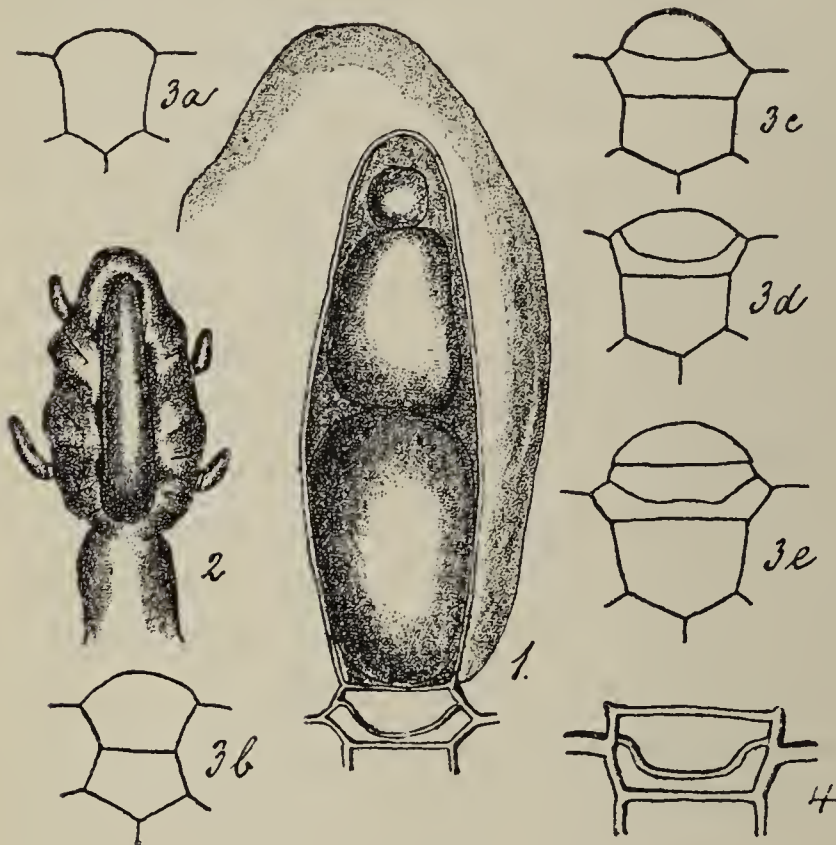
Auf den jungen Blatt- und Blüthenorganen, sowie auf den Stipeln findet eine sehr ausgiebige Haarbildung statt. Das junge Blatt ist sowohl auf seinem Stiel als auch auf der Ober- und Unterseite der Spreite mit einem dichten Haarbesatz versehen. An dem Zustandekommen desselben betheiligen sich Haargebilde von zweierlei Form, wovon die einen, sich über die gesamte Oberfläche des Blattes verbreiten, während die anderen in ihrem Vorkommen nur auf Rippen der Blattspreite beschränkt sind. Diese letzteren sind sehr lang und dünn. Sie sitzen der Epidermiszelle, aus welcher sie hervorgegangen sind, mit einem kleinen Fussstück auf. Dieses besteht aus zwei schmalen und niedrigen Zellen, welche verkorkte Längswände besitzen. Der übrige Theil des Haares setzt sich aus cylindrischen Zellen von beträchtlicher Grösse und Dicke zusammen. Die zarten und dünnen Wände derselben sind aus Cellulose aufgebaut, welche auf Behandlung mit Jod nur eine gelbe Farbe annimmt, da sie scheinbar mit fremden Bestandtheilen durchsetzt ist, wodurch der Eintritt der reinen Zellstoffreaction verhindert wird. Sie sind auf ihrer Oberfläche von einer feinen Cuticula überzogen. Der Inhalt dieser Zellen besteht aus einem feinkörnigen Cytoplasma, in welchem ein kleiner linsenförmiger Kern sich befindet. Dasselbe bildet einen dünnen Beleg an der Wand der Zelle und schliesst in seiner Mitte eine grosse Vacuole ein. Durch seine Thätigkeit wird der Raciborski'sche Körper gebildet, welcher anfangs in Form kleiner Kugeln auftritt und später zu grossen Ballen zusammenfliesst.

Diese Haarbildungen gehen aus den Epidermiszellen auf der Blattrippe hervor, indem diese ihr Wachsthum fortsetzen. Zu diesem Zwecke wölbt sich ihre Aussenwand über die Oberfläche hervor und sie geht, sobald sie eine entsprechende Grösse erreicht hat, in Theilung. Aus der abgeschnittenen Zelle geht nach mehrmaliger Wiederholung dieses Vorganges das lange, dünne Haar hervor, dessen Fussstück im Laufe

der Entwicklung theilweise der Verkorkung unterliegt, während die übrigen Elemente desselben keine tiefergehende Veränderung in der chemischen Beschaffenheit ihrer Wände erleiden.

Wenn das Blatt seine volle Ausbildung nahezu erreicht hat, so haben auch die Haare ihren Zweck erfüllt, sie sterben ab. In der Regel trennt sich alsdann der obere Theil des Haares über dem Fussstück ab und geht zu Grunde, während die beiden Fusszellen noch einige Zeit an Ort und Stelle verbleiben, bis auch sie schliesslich verschwinden.

Die anderen Haargebilde, welche auf der Oberfläche des Stieles sowohl, als auch auf der Ober- und Unterseite der zusammenge-



rollten und zusammengefalteten Spreite des Blattes ihren Sitz haben, haben den Zweck, die Schleimüberzüge, womit die jungen Theile der Pflanze bedeckt sind, zu bilden. Sie zeigen in ihrem Baue eine sehr wesentliche Uebereinstimmung mit denjenigen welche bei *Nymphaea alba* vorkommen (Fig. 1). Sie sitzen mit einem zwischen die benachbarten Zellen eingesenkten Fussstück der Epidermis des Blattes auf

und endigen mit einer grossen Kopfzelle, welche die Bildung des Schleimes besorgt. Was ihre Gestalt anbelangt, so erweitert sich diese Zelle von ihrer Ansatzstelle aus etwas und läuft alsdann bis zu ihrem stumpf abgerundeten Ende allmählich zu. Ihre Wand besteht, von den äussersten Schichten abgesehen, aus Cellulose und ist von einer sehr feinen Cuticula überkleidet. Ihr Inhalt besteht aus einem feinkörnigen Protoplasma, welches einen kleinen unscheinbaren Kern enthält. Dasselbe bildet einen sehr dünnen Beleg an der Wand der Zelle und schliesst eine grosse Vacuole in sich ein. Schon auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe tritt die Zelle in die Bildung eines Secretes ein, welches von Raciborski zum ersten Male näher erkannt worden ist. Dasselbe tritt anfänglich in Form kleiner Kugeln auf, welche mit zunehmender Vergrösserung auf Kosten der Vacuolen



sich zu einem grossen Ballen, der zuweilen die ganze Zelle erfüllt, vereinigen. Die Bildung des Schleimes erfolgt hier in der gewöhnlichen Weise. Die Kopfzelle umgibt sich mit einer grossen Schleimbeule, welche dadurch entsteht, dass die Cuticula sich von der Zellwand abhebt und in dem Zwischenraum zwischen beiden Schleimgebildet wird. Durch Zerreißen der Cuticula entleert sich der Inhalt dieser Beule und nimmt alsdann an der Bildung der Schleimüberzüge auf den jungen Blättern und Blüthen Theil. Der gebildete Schleim ist nicht sehr zähe und verquillt daher sehr rasch. Sein Nachweis begegnet daher zuweilen sehr erheblichen Schwierigkeiten. Die Entwicklungsgeschichte dieser Schleimhaare nimmt eben denselben Verlauf, wie bei der Haarbildung an den jungen Theilen von *Nymphaea alba*. Sie lässt sich bis zu ihren Anfängen zurückverfolgen, wenn man die jungen Blattgebilde am Vegetationspunkt daraufhin untersucht (Fig. 1). Es zeigt sich hierbei, dass die jüngsten Blattanlagen noch vollständig kahl sind. Erst wenn das junge Blatt eine solche Grösse erreicht hat, dass auf der Unterseite seiner Spreite die Rippen hervorzutreten beginnen, treten sie vereinzelt auf (Fig. 2) und nehmen mit Vergrösserung desselben sehr rasch an Zahl zu. Sie entwickeln sich aus Epidermiszellen in derselben Weise, wie dies früher bei *Nymphaea alba* geschildert wurde (Fig. 3a—e).

Wenn die Schleimhaare ihren Zweck erfüllt haben, lösen sie sich von der Pflanze los und gehen zu Grunde. Bei diesem Vorgang trennt sich die Kopfzelle unmittelbar über dem Fussstück ab, welches an Ort und Stelle verbleiben muss (Fig. 4), da es zwischen die benachbarten Epidermiszellen eingekeilt ist. Bevor dies erfolgen kann, müssen diejenigen Theile der Wände, welche als grosse Tüpfel die Zuleitung von Nährstoffen nach der Kopfzelle ermöglichten, einer nachträglichen Verkorkung unterworfen werden, wodurch der Abschluss gegen aussen herbeigeführt wird.

Bei der seitherigen Schilderung wurde ein Blatt zum Muster genommen, wie es an einer älteren Pflanze ausgebildet zu werden pflegt. An den Keimpflanzen weisen die Blätter bezüglich der Vertheilung der Haare ganz andere Verhältnisse auf, welche darauf zurückgeführt werden müssen, dass die Spreite in diesem Alter zwar zusammengerollt, aber noch nicht zusammengefaltet ist. Infolge dessen finden sich nämlich die Schleimhaare auf der Unterseite derselben. Haare von der anderen Form werden bei solchen Blättern auch noch nicht ausgebildet. Ihr Auftreten hängt scheinbar mit der Ausbildung der Spreite zusammen.

Wie bereits flüchtig erwähnt wurde, ist auch die junge Blüthe, welche zwischen den Stipeln der zunächst stehenden Blattorgane versteckt ist, auswendig dicht mit Schleimhaaren besetzt. Dieselben zeigen in ihrem Baue keinen Unterschied im Vergleich zu denjenigen, welche auf der Oberfläche des jungen Blattes ihren Sitz haben. Das Gleiche gilt auch von den Stipulargebilden, welche sie nur auf derjenigen Seite tragen, mit welcher sie das ihnen zugewendete Blatt bedecken.

*Nelumbium speciosum* DC.

Gegenüber den bisher betrachteten Pflanzen nimmt *Nelumbium speciosum* insofern eine ganz eigenartige Stellung ein, als bei demselben keine Schleimbildung stattfindet. Der Aufbau der Knospe erfolgt zwar in derselben Art und Weise, wie bei *Nymphaea alba*, *Euryale ferox* und *Victoria regia*, indem sich auch hier Stipulargebilde an demselben betheiligen, allein es lassen sich nirgends, weder an den Blättern und Blüthen, noch an den Stipeln, im jugendlichen Zustande der Pflanze eine Ausbildung von Schleimhaaren und eine Abscheidung von Schleimmassen beobachten, mag man Keimpflanzen oder bereits ausgewachsene zur Untersuchung heranziehen. Es lässt sich diese Erscheinung leicht verstehen, wenn man in Rechnung zieht, dass beispielsweise das Blatt auf der Unterseite seiner Spreite mit einer ausserordentlich stark entwickelten Cuticula überzogen ist, während es auf deren Oberseite mit einer Epidermis aus höckerartig über seine Oberfläche hervortretenden Zellen, welche vermöge der eigenthümlichen Beschaffenheit ihrer Aussenwände eine Benetzung mit Wasser nicht zulassen, versehen ist. Wenn man die Entstehung der Blattorgane bis zu ihren Anfängen am Vegetationspunkt zurück verfolgt, so bemerkt man, dass sich diese Verhältnisse schon in einem sehr frühen Entwicklungszustande derselben herauszubilden beginnen.

III.

In diese Gruppe gehören die im Wasser lebenden Ranunculaceen und Gentianen, zwei Pflanzenfamilien, welche im natürlichen System weit von einander entfernt stehen. Sie haben das miteinander gemein, dass ihre Blattorgane durch die Verbreiterung ihres Grundes festgeschlossene Scheiden bilden, deren Innenseite einen dichten Besatz von Schleimhaaren aufweist.

*Ranunculus fluitans* Lam.

Gegenüber den beiden zuvor behandelten Pflanzen zeigen die mit ihnen in naher Verwandtschaft stehenden Wasserhahnenfüsse sehr

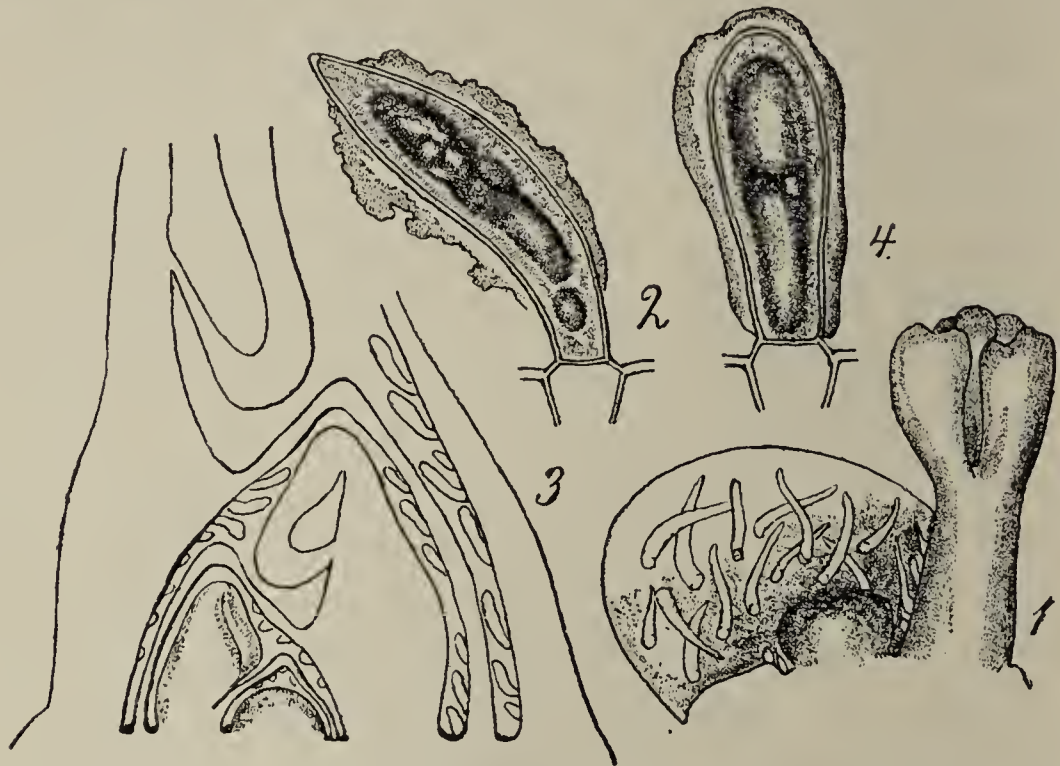


vereinfachte Verhältnisse in Bezug auf die Schleimbildung, welche an den jungen Theilen derselben stattfindet. Zu deren Beobachtung habe ich *Ranunculus fluitans* benutzt. Die Knospen dieser Pflanze sitzen in den Achseln der feinzertheilten Blätter, welche mit ihrem scheidenartig verbreiterten Grunde die Sprossachse umfassen. Innerhalb derselben sind die jungen Blätter derart angeordnet, dass das ältere das jüngere mit seinem verbreiterten Grunde umschliesst, wodurch deren festes Gefüge herbeigeführt wird. Auf der Innenseite der einzelnen Scheiden, welche von dem Grunde eines jeden Blattes gebildet werden, sitzen zahlreiche Schleimhaare, welche die Zwischenräume in der Knospe mit Schleim erfüllen (Fig. 1). An den übrigen Theilen des Blattes finden sich keine derartigen Haargebilde mehr. Auch die Hüllblätter der Blüthe sind auf ihrer Innenseite dicht mit Schleimhaaren besetzt, während sie auf ihrer Aussenseite stark verdickte Haare, welche wohl als Waffen aufzufassen sind, tragen. Durch diese Einrichtung wird die Blüthenknospe ebenfalls mit einer dichten Schleimhülle umgeben.

Jedes Schleimhaar hat seinen Sitz auf einer Epidermiszelle, welche sich von ihren Nachbarzellen durch ihre sehr geringe Grösse unterscheidet (Fig. 2). Es wird aber nicht von einem Fussstück getragen, wie es bei *Brasenia peltata*, *Cabomba aquatica* und anderen Wasserpflanzen der Fall ist, sondern sitzt unmittelbar auf der Aussenwand derselben auf. Es besteht nur aus einer einzigen mehr oder minder langen Zelle von keuliger Form, welcher die Bildung des Schleimes obliegt. Die Wand derselben besteht, von den äussersten Schichten abgesehen, aus Cellulose, welche auf Jodbehandlung eine violette Farbe annimmt. Dies spricht dafür, dass sie fremde Bestandtheile in geringer Menge enthält. Welcher Natur dieselben aber sein mögen, lässt sich freilich nicht feststellen. Auswendig ist die Wand von einer feinen Cuticula überzogen. Der Inhalt der Zelle besteht aus einem dünnen Wandbeleg von feinkörnigem Protoplasma, welches einen kleinen unscheinbaren Kern von linsenförmiger Gestalt besitzt und ausserdem noch aus einer grossen oder mehreren kleinen Vacuolen. Ferner beobachtet man darin noch kleine stark lichtbrechende Gebilde von rundlicher Form, über deren Natur ich nichts Näheres mitzutheilen weiss. Daneben enthalten die Zellen der Haare Ballen eines Körpers, welcher dem Myriophyllin zwar ähnlich sehen, sich aber von diesem in chemischer Beziehung unterscheidet, indem er bei Behandlung mit Vanillin-Salzsäure keine rothe Farbe annimmt.

Die Bildung des Schleimes geht in der Weise vor sich, dass durch die Loslösung der Cuticula von der Zellwand an einzelnen

Stellen auf der Oberfläche der Zelle kleine blasige Auftreibungen entstehen, innerhalb deren der Schleim gebildet wird. Dieselben nehmen nach und nach an Grösse zu und fliessen schliesslich zu einer grossen Schleimbeule zusammen, welche die Haarzelle rings umgibt. Nach einiger Zeit wird sie gesprengt, da die Cuticula infolge ihrer Spannung



durch die Schleimmassen zerreisst. Diese treten durch die entstandene Oeffnung hervor, um an der Bildung von Schleimüberzügen auf den jungen Theilen der Pflanze Theil zu nehmen. Sie bestehen aus einer zähflüssigen Masse, welche in ihren Eigenschaften von dem Schleim anderer Pflanzen sich nicht unterscheidet.

Die Entwicklungsgeschichte der Schleimhaare zeigt bei der Einfachheit in dem Bau derselben einen dementsprechend einfachen Verlauf. Eine Epidermiszelle bildet sich zu einem solchen Haare aus, indem sie ihre Aussenwand über die Oberfläche der Epidermis emporwölbt und hierauf durch die Bildung einer Querwand eine Zelle abschnürt, welche sich unter bedeutender Vergrösserung zu demselben entwickelt. Dieser Vorgang lässt sich bis zu seinen ersten Anfängen zurück verfolgen, wenn man diejenigen Blätter, welche aus dem Vegetationspunkt jüngst hervorgegangen sind, darauf hin untersucht. Sobald nämlich das Blatt zur Verbreiterung seines Grundes schreitet, findet auf dessen Innenseite auch bereits die Bildung von Haaren statt. Durch die Enge des Raumes, welche innerhalb der Knospe herrscht, werden die Schleimhaare schon während ihrer Entwicklung zu einer derartigen Ausbildung veranlasst, dass sie sich in ihrer ganzen Länge auf die Oberfläche der Blattscheide auflegen.



Mit der Entfaltung des Blattes öffnet sich auch dessen Scheide und nimmt an dem Schutz der von ihr vorher umschlossen gewesenen Knospe keinen Antheil mehr. Infolge dessen sind auch die Haare überflüssig geworden und sterben sehr bald ab. Ihre Abstossung wird durch den Umstand sehr wesentlich gefördert, dass ihre Wände über ihrer Ansatzstelle sehr hinfällig gebaut sind, wesshalb sie an dieser Stelle in sich zusammensinken, sobald der Zellinhalt seine Lebens-thätigkeit aufgegeben hat.

*Caltha palustris* L.

*Caltha palustris* zeigt ebenso, wie die Wasserhahnenfüsse, auf den jungen Theilen in der Knospe Schleimbildung, die von Haarbildungen auf der Innenseite des stark verbreiterten Blattgrundes ausgeht (Fig. 3). Ein jedes Blatt bildet auch bei dieser Pflanze durch Verbreiterung seines Grundes eine Scheide von grosser Vollkommenheit, wie sie selbst die Ranunkeln nicht aufzuweisen haben. Mit dieser umfassen die älteren Blätter die jüngeren und überdecken sie sowohl von den Seiten, als auch von oben, so dass dadurch der Vegetationspunkt mit den jungen Blattanlagen ganz und gar von der Aussenwelt abgeschlossen ist. Dieser Abschluss wird dadurch noch wesentlich erhöht, dass die innerhalb der Knospe befindlichen Zwischenräume durch die Thätigkeit der Schleimhaare vollkommen mit Schleim ausgefüllt werden.

Die Schleimhaare auf den Blättern dieser Pflanze stimmen in Bezug auf ihr Vorkommen, sowie auf ihren Bau vollständig mit denjenigen, welche auf der Scheide des Blattes von *Ranunculus fluitans* zu finden sind, überein (Fig. 4). Sie sitzen einer Epidermiszelle auf, welche sich durch ihre geringere Grösse von ihren Nachbarzellen unterscheidet. Sie entbehren ebenfalls eines Fussstückes und es besteht demnach das Haar aus einer einzigen Zelle von keuliger Form und dem oben für *Ranunculus* beschriebenen Bau; auch die Art der Entwicklung und der Schleimabsonderung ist dieselbe.

*Limnanthemum nymphaeoides* Lk.

In dem dritten Bande seiner Pflanzen-Biologischen Schilderungen hat Goebel auch auf die Schleimbildung an den jungen Theilen der im Wasser lebenden Gentianeen hingewiesen. Ich habe daher auch sie in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen und gefunden, dass bei den beiden Vertretern der Gattung *Limnanthemum*, welche mir für diesen Zweck zu Gebote standen, eine so ausgiebige Schleim-

bildung stattfindet, wie ich sie nur noch bei *Brasenia peltata* und *Polygonum amphibium* angetroffen habe. Soweit sich bei der Durchsicht der älteren und neueren Arbeiten über diese Pflanzen feststellen liess, ist diese Erscheinung bis jetzt fast gänzlich unbeachtet geblieben. Nur R. S. Hoffmann<sup>1)</sup> hatte am Grunde des Blattstieles von *Villarsia odorata* und *Villarsia Crista galli* gegliederte Haare, welche er auch abgebildet hat, aufgefunden. Er fügte dazu eine Bemerkung, welche genug des Interessanten bietet, um an dieser Stelle wörtlich angeführt zu werden. Sie lautet: Herr Prof. Meyen, der diese Arten auch untersuchte, äusserte die Vermuthung, dass die gegliederten (Haare) wohl Conferven gewesen sein könnten, was um so wahrscheinlicher ist, als wir nur das unterste Ende des Rhizomes von *V. ovata* damals untersuchen konnten. Da der ebengenannte Forscher diese Gebilde nur am Grunde des Blattstieles, wo die Schleimhaare vorzugsweise ihren Sitz haben, angetroffen hat, so kann es kaum einem Zweifel unterliegen, dass er in den vermeintlichen Conferven nichts anderes vor sich gehabt hat, als jene Haargebilde, welche die Abscheidung des Schleimes besorgen.

Bei *Limnanthemum nymphaeoides* wird der feste Zusammenschluss der einzelnen Bestandtheile der Knospe wesentlich dadurch zu Stande gebracht, dass ein jedes Blatt durch die Verbreiterung seines Grundes eine Scheide bildet, womit eines das andere vollkommen umschliesst. Auf der Innenseite derselben befinden sich zahlreiche Schleimhaare, welche durch ihre Thätigkeit die Zwischenräume in der Knospe mit Schleim ausfüllen. Durch diese Einrichtung werden die jungen Blätter und Blüthen auf allen Seiten mit einer schützenden Hülle umgeben. Daraus lässt es sich leicht erklären, dass diese Haarbildungen ausser der bereits genannten an keiner anderen Stelle des Blattes mehr anzutreffen sind, als auf der Unterseite der eingerollten Spreitenhälften, da diese Räume, die ebenfalls mit Schleim ausgefüllt werden müssen, zwischen sich lassen. Bei der Enge des Raumes, welche infolge des festen Zusammenschlusses der einzelnen Scheiden innerhalb der Knospe herrschen muss, sind die Haare so eingerichtet, dass sie sich ihrer ganzen Länge nach an die Oberfläche des betreffenden Organes, auf welchem sie ihren Sitz haben,

---

1) Dr. Grisebach u. Dr. Hoffmann, Beobachtung der Luftröhrenhaare bei *Limnanthemum Gmelin* und *Villarsia Venten.* *Linnaea* XII, Bd. 6, 1838, pag. 681—685. — Dr. S. F. Hoffmann, Nachtrag zu der Beobachtung der Luftröhrenhaare bei *Limnanthemum Gmelin* u. *Villarsia Venten.* *Linnaea* XIII, 1839, pag. 291—296.

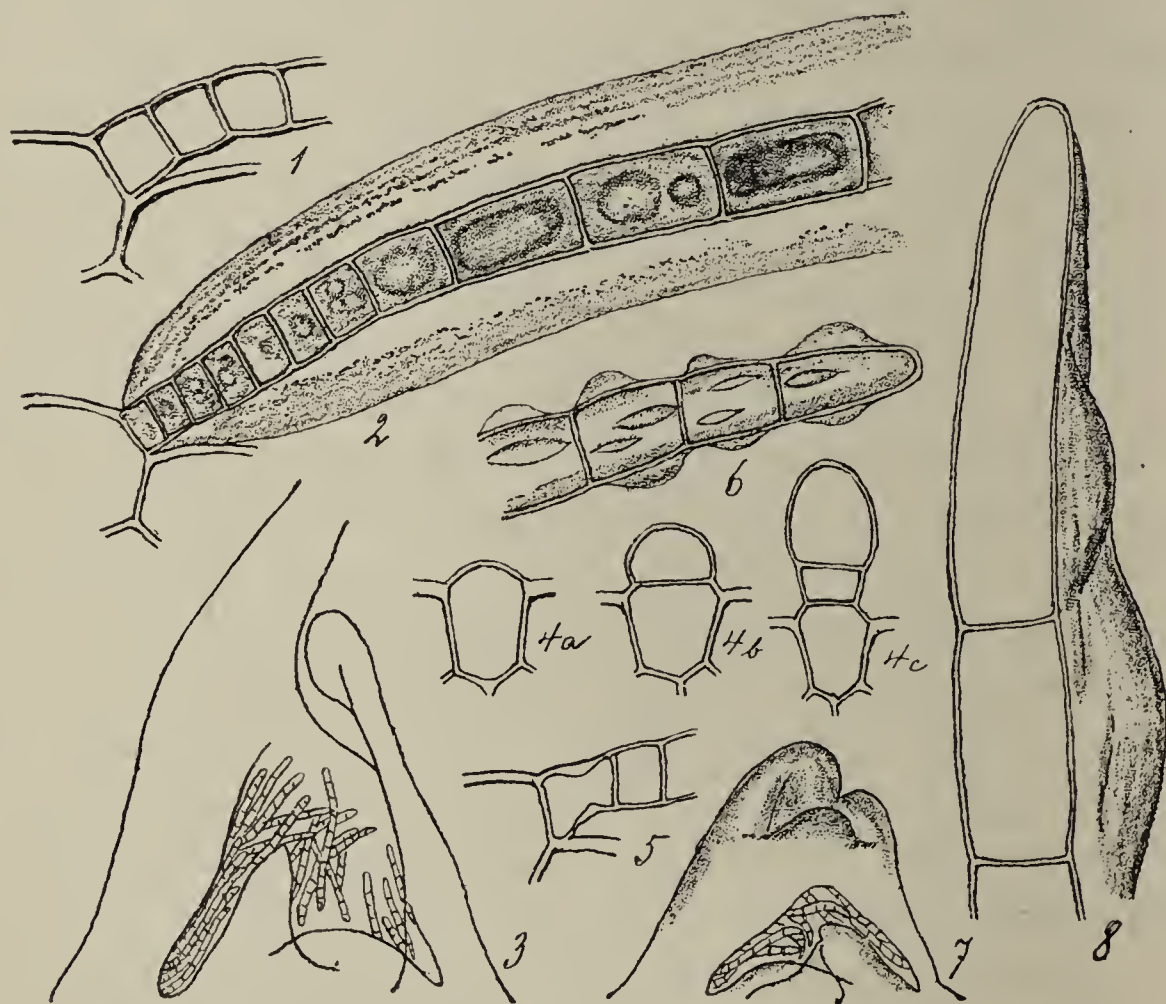


dicht anlegen. Dies wird dadurch erreicht, dass die Epidermiszelle, auf welcher das Haar aufsitzt, unter schwacher Hervorwölbung ihrer Aussenwand im oberen Theile eine Ansatzstelle für dasselbe bildet, welche so stark geneigt ist, dass es die eben bezeichnete Lage einnehmen muss (Fig. 1).

Das Haar besitzt die Form eines langen, dünnen Fadens und besteht aus einer grösseren Anzahl von Zellen, welche von seinem Ansatz bis zu seiner Spitze an Grösse zunehmen (Fig. 2). Die Wände derselben bestehen aus nahezu reiner Cellulose, wenn man von den äussersten Schichten derselben, welche aus einem anderen Stoff aufgebaut zu sein scheinen, absieht. Denn sie nehmen in Behandlung mit Chlorzinkjod eine hellblaue Färbung an und lösen sich in Berührung mit conc. Schwefelsäure sofort auf. Sie sind von einer dünnen Cuticula überzogen. Der Inhalt dieser Zellen besteht aus einem äusserst feinkörnigen Protoplasma, das einen deutlich wahrnehmbaren, linsenförmigen Kern, sowie kleine rundliche Gebilde von unbekannter Beschaffenheit enthält. Dasselbe bildet einen dünnen Beleg an der Wand und umschliesst meistens eine einzige grosse Vacuole. Die Bildung eines besonderen Stoffes, wie das „Myriophyllin“, scheint auch bei dieser Pflanze stattzufinden. Indessen unterscheidet sich derselbe von dem Raciborski'schen Myriophyllin sehr wesentlich, indem er auf Einwirkung von Vanillinsalzsäure die bezeichnende Färbung nicht annimmt.

An der Bildung des Schleimes nehmen sämtliche Zellen des Haares Theil. Es löst sich bei diesem Vorgang die Cuticula an einzelnen Stellen des Haares von der darunterliegenden Zellwand ab und es entstehen auf diese Weise zwischen beiden kleinere oder grössere Räume zur Ansammlung des gebildeten Schleimes, welche nach und nach noch an Grösse zunehmen, bis sie schliesslich zur Bildung einer grossen einheitlichen Schleimbeule, welche das Haar vollständig umgibt, vereinigen. Der darin angesammelte Schleim ist, wie bereits hervorgehoben wurde, eine sehr zähflüssige Masse, welche bei noch nicht zu weit vorgeschrittener Verquellung in der Regel geschichtet erscheint. Es ist dies offenbar darauf zurückzuführen, dass er durch Umbildung einzelner Zellwandschichten hervorgegangen sein muss. Nach längerer Einwirkung von Chlorzinkjod nimmt er eine hübsche blaue Färbung an, eine Erscheinung, welche bei Schleimen sehr selten zu beobachten ist. Sie liefert für den vorliegenden Fall den sicheren Beweis, dass in demselben sehr viel Cellulose noch vorhanden sein muss. In einem späteren Abschnitt wird sich Gelegenheit bieten, auf diese Verhältnisse noch näher einzugehen.

Da die Cuticula auf die Dauer dem starken Druck, welcher infolge der Verquellung des Schleimes auf ihr lastet, nicht mehr das Gleichgewicht zu halten vermag, so muss die Schleimbeule schliesslich platzen. Ihr Inhalt fliesst infolge dessen ab, um sich mit denjenigen Schleimmassen, welche von den anderen Schleimhaaren gebildet wurden, zu vereinigen. Wenn die Verschleimung der Zellwand zu Ende ist, so zeigt das Haar, welches zuvor eine scharf hervortretende Wand besass, nur noch eine schwach sichtbare Hülle, welche bei Behandlung mit Jod in schwach blauer Färbung erkennbar ist. Ein Vergleich zwischen unverschleimten und verschleimten Haaren lässt unzweideutig einen Verlust an Wandmasse bei diesen erkennen, woraus der Schluss gezogen werden darf, dass die Schleimbildung nur auf Kosten der Zellwand erfolgt.



Die Bildung der Schleimhaare findet schon auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe des Blattes statt. Die ersten Anfänge derselben lassen sich bis zu den noch in voller Ausbildung begriffenen Scheiden der jungen Blattanlagen zurück verfolgen (Fig. 3). Sie verläuft in der Weise, dass eine Epidermiszelle an ihrem einen Ende ihre Aussenwand über die Oberfläche ihrer Nachbarzellen hervorzuwölben beginnt (Fig. 4a—c). Die hiedurch entstandene Erhebung nimmt nach und nach an Grösse zu und wird schliesslich von der Epidermiszelle durch



eine Querwand abgetrennt. Aus dieser neugebildeten Zelle geht durch wiederholte Theilungen das lange, dünne Haar hervor, welches sich durch besondere Wachsthumsvorgänge in den untersten Zellen auf eine Seite hinneigt und zuletzt auf die Oberfläche des betreffenden Blatttheiles, auf welchem es sitzt, auflegt.

Die Schleimbildung tritt in der Regel schon in früher Zeit ein und ist alsdann schon längst vorüber, wenn sich die Scheiden öffnen, um ein junges Blatt zur Entfaltung kommen zu lassen. Am spätesten verschwindet der Schleim in den eingerollten Hälften der Blattspreite, welche sich ja auch dann erst entfaltet, wenn sie durch Verlängerung des Stieles den Wasserspiegel erreicht hat. Wenn die Schleimhaare ihren Zweck erfüllt haben, gehen sie meistentheils schon nach einiger Zeit zu Grunde. Eine besondere Einrichtung zu ihrer Abstossung scheint nicht getroffen zu sein, denn die vorhandenen Ueberreste lassen deutlich erkennen, dass an den Haaren keine Stelle, an welcher sie aus dem Verband mit der Pflanze treten könnten, bezeichnet ist. Durch die Zerstörung der Zellen in der Nähe der Ansatzstelle wird das Abfallen derselben herbeigeführt (Fig. 5).

*Limnanthemum Humboldtianum* Grieseb.

Um einen allgemeinen Ueberblick über die Verbreitung der Schleimbildung im Bereich der Gattung *Limnanthemum* zu gewinnen, durften die vorliegenden Untersuchungen nicht auf *Limnanthemum nymphaeoïdes*, dem alleinigen Vertreter der Section *Waldschmidtia* Wigg oder *Schweykertia* Gmel. beschränkt bleiben, sondern mussten auch auf einen der zahlreichen Angehörigen der Section *Nymphaeanthe* ausgedehnt werden. Ich habe zu diesem Zweck *Limnanthemum Humboldtianum*, welches mir im hiesigen botanischen Garten in genügender Menge zur Verfügung gestellt werden konnte, auf diese Verhältnisse näher untersucht, wobei sich ergab, dass auch bei dieser Pflanze die jungen Organe in der Knospe vollkommen in Schleim eingehüllt sind. Derselbe stammt ebenfalls von besonderen Haargebilden, welche in ihrem Bau und in ihrer Verbreitung eine vollkommene Uebereinstimmung mit denjenigen der zuvor besprochenen Art zeigen. Sie finden sich sowohl auf der Innenseite der ebenfalls stark verbreiterten Scheide, als auch auf der Unterseite der Spreite des Blattes. Ausserdem sind sie in grosser Zahl an den Perigonblättern der jungen Blüthe aufzufinden. Ihre Entstehung lässt sich bis an die ersten Blattanlagen an dem Vegetationspunkt zurückverfolgen. Schon an der zweiten und dritten Blattanlage zeigt sich auf den noch in lebhafter

Ausbildung begriffenen Scheiden ein dichter Besatz von Schleimhaaren, durch deren Thätigkeit die jüngsten Theile in der Knospe vollkommen in Schleim eingehüllt werden.

*Menyanthes trifoliata* L.

*Menyanthes trifoliata* zeigt in der Art und Weise der Schleimbildung eine sehr grosse Uebereinstimmung mit den beiden ihm nahe verwandten Vertretern der Gattung *Limnanthemum*.

Bei dieser Pflanze ist der Vegetationspunkt sowie die jungen Blätter und Blüthen vereinigt zu einer Knospe, welche sie durch den festen Zusammenschluss der mit ihren Rändern theilweise verwachsenen Blattscheiden gegen die Aussenwelt vollkommen abschliesst. Um die Zwischenräume zwischen den einzelnen Bestandtheilen derselben mit Schleim auszufüllen, ist die Scheide eines jeden Blattes auf ihrer Innenseite mit einem Besatz von Schleimhaaren versehen (Fig. 7). Auch auf der Unterseite des dreitheiligen Blattes finden sich vereinzelte Schleimhaare, um die durch seine Einrollung entstehenden Zwischenräume ebenfalls mit Schleim auszufüllen. Diese Gebilde, welche einer Epidermiszelle aufsitzen und sich dicht auf die Oberfläche der Pflanzentheile auflegen, sind sehr dünn und lang (Fig. 8). Sie bestehen aus einer grossen Anzahl von Zellen, die nicht durchweg von gleicher Länge und Dicke sind, sondern am Grund meist etwas kleiner ausgebildet sind, als im übrigen Theile des Haares. Sie stimmen in ihrem Bau vollständig mit denjenigen, welche die Schleimhaare der beiden *Limnanthemum*arten zusammensetzen, überein. Auch die Schleimbildung vollzieht sich hier in ganz derselben Weise wie dort. Es löst sich zu diesem Zweck an einzelnen Stellen auf der Oberfläche des Haares die Cuticula von der Zellwand ab und zwischen beiden bildet sich der Schleim. Diese Schleimansammlungen vergrössern sich nach und nach und fliessen zuletzt zu einzelnen grösseren zusammen, welche durch Zerreissung der nicht sehr widerstandsfähigen Cuticula ihren Inhalt entleeren. Dieser zeichnet sich gegenüber den Schleimmassen, welche von den Schleimhaaren der beiden *Limnanthemum*arten gebildet werden, durch eine geringere Widerstandsfähigkeit gegen Wasser aus. Sobald er mit diesem in Berührung kommt, verquillt er so stark, dass er nur in spärlichen Resten oftmals noch mit einer Lösung von Methylenblau oder einer anderen Anilinfarbe, welche er in grossen Mengen in sich aufspeichert, nachgewiesen werden kann.



Die Anfänge der Haarentwicklung lassen sich bis zu den jüngsten Blattanlagen zurückverfolgen. Der Vegetationspunkt, aus welchem kaum eine neue Blattanlage hervorgegangen ist, wird von dem nächstältesten Blatte vollständig überwölbt, denn die Blattscheide zieht sich rings um ihn herum, da ihre Ränder auf eine grössere Strecke miteinander verwachsen. Der Blattstiel ist noch sehr verkürzt, er trägt aber an seinem Ende bereits die Anlage der dreitheiligen Blattspreite in Gestalt dreier Höcker. Durch die etwas übergeneigte Stellung desselben entsteht über dem Vegetationspunkt ein Gewölbe, welches auf seiner Innenseite mit Schleimhaaren ausgekleidet ist (Fig. 8). Dieselben gehen aus einer Epidermiszelle hervor, welche ihre Aussenwand über die Oberfläche ihrer Nachbarzellen hervorwölbt und eine kurze und schmale Zelle abschnürt. Aus dieser geht alsdann durch mehrfach wiederholte Theilungen das Schleimhaar hervor, welches, sobald es seine Bestimmung erfüllt hat, abstirbt. Auch hier erleidet durch die Verschleimung die Zellwand zuweilen einen sehr bedeutenden Verlust an Masse, welcher einen weiteren Beweis dafür liefert, dass die Bildung des Schleimes auf Kosten der Zellwand geschieht. Da das Haar eine besondere Einrichtung zu seiner Abstossung nicht besitzt, so fällt es in der Regel unter Zurücklassung grösserer oder kleinerer Ueberreste nach einiger Zeit ab.

#### IV.

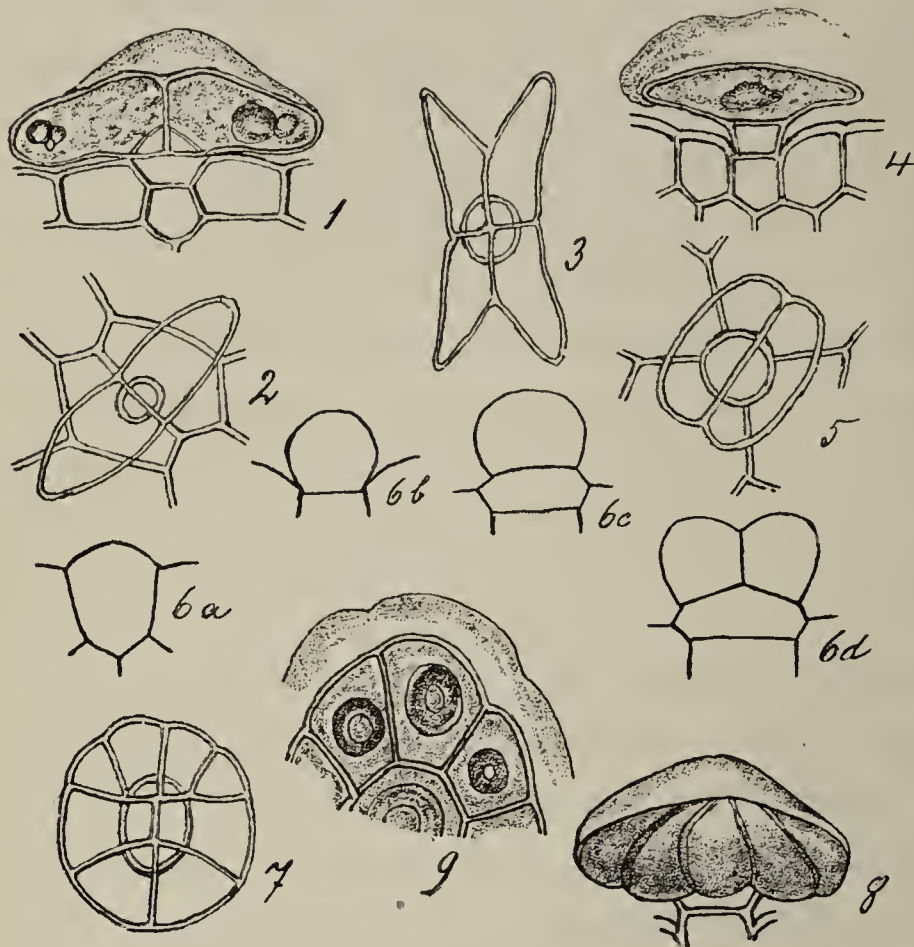
Bei der Vereinigung der im nachfolgenden behandelten Wassergewächse, welche in systematischer Beziehung keine Verwandtschaft untereinander zeigen, war der Umstand maassgebend, dass die bei ihnen vorkommenden Schleimorgane Gebilde, welche aus einer grösseren oder geringeren Anzahl von Zellen zusammengesetzt sind, darstellen.

#### *Aldrovandia vesiculosa* Monti.

Diese Pflanze, welche den einzigen Wasserbewohner in der Familie der Droseraceen darstellt, umhüllt ihre jungen Organe, so lange sie in der Knospe eingeschlossen bleiben, mit Schleim, welcher von besonderen Drüsen abgeschieden wird.

Die Knospe umschliesst den Vegetationspunkt, unterhalb dessen sich die jungen Blätter in Wirteln um die noch verkürzte Sprossaxe anordnen. Die schleimbildenden Drüsen befinden sich auf der Oberfläche des Stammes, sowie der Blätter, wo sie nicht nur auf dem kurzen Stiel und dessen langen borstenförmigen Anhängen, sondern auch auf der Blattspreite ihren Sitz haben. Auf deren Unterseite sind

sie nur in geringer Anzahl zu finden, ebenso beschränkt sich auf der Oberseite ihr Verbreitungsbezirk nur auf eine kleine Zone am Rande,



wo ausserdem noch dreibis vierarmige Haargebilde, welche in ihrem Bau im Wesentlichen mit ihnen übereinstimmen, ihren Sitz haben (Fig. 3). Nach Goebel's Vermuthung sind auch diese dazu bestimmt, Schleim zu bilden, wodurch die kleinen Thiere zum Betreten der als Falle dienenden Blattfläche veranlasst werden sollen <sup>1)</sup>. Eine ähnliche Einrichtung besteht bekanntermaassen auch bei den Utricularien. <sup>2)</sup>

Die Schleimdrüse erhebt sich auf einer Epidermiszelle, welche in ihrem Wachsthum hinter den umliegenden Elementen zurückgeblieben ist (Fig. 1 u. 2). Sie sitzt derselben mit einem Fussstück auf, welches ebenso wie diese zwischen den anstossenden Zellen der Epidermis eingesenkt ist. Dasselbe besteht aus einer einzigen Zelle, deren Längswände der Verkorkung unterliegen, während deren Querwände keiner chemischen Veränderung unterworfen werden. Während es mit seinem unteren Theile mit der Epidermis fest verbunden ist, ragt es mit seinem oberen über dieselbe hervor und bildet damit die Ansatzstelle für die beiden wurstförmigen Endzellen der Drüse, welche sich dicht an die Oberfläche des betreffenden Pflanzentheiles anschmiegen. Die Wände derselben bestehen, abgesehen von den äussersten Schichten, aus Cellulose, welche in Behandlung mit Chlorzinkjod eine hellviolette Färbung annimmt. Sie sind auf ihrer Aussenseite mit einer feinen Cuticula überzogen. Der Inhalt besteht in einem feinkörnigen, einem kleinen, deutlich hervortretenden Kern enthaltenden Protoplasma, welches einen dünnen Wandbeleg bildet und eine oder

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen II. Th. I pag. 69—72.

2) Büsgen, Ueber die Art und Bedeutung des Thierfanges bei *Utricularia vulgaris* L. (Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1888.)



mehrere kleine Vacuolen umschliesst. Myriophyllin findet sich theils in Form einzelner kleiner Ballen innerhalb der Zelle vor, theils ist es in gleichmässiger Vertheilung im Protoplasma mit Hilfe von Vanillinsalzsäure nachzuweisen. Die Schleimbildung nimmt bei den Schleimhaaren dieser Pflanze ganz denselben Verlauf, wie in allen bisher betrachteten Fällen. Es entsteht nämlich innerhalb der Zellwand beider Endzellen ein Zwischenraum, in welchem sich der Schleim bildet. Er kommt dadurch zu Stande, dass die Cuticula sich von der Zellwand abhebt. Er vergrössert sich in dem Maasse, als die Schleimbildung fortschreitet und bildet schliesslich eine mehr oder minder umfangreiche Schleimbeule, deren Inhalt sich nach der Sprengung der Cuticula nach aussen entleert.

Die Schleimbildung an den jungen Theilen von *Aldrovandia vesiculosa* ist keineswegs eine besonders ausgiebige. Daher mag es wohl auch kommen, dass sich dieser Vorgang in seinen Einzelheiten nur mit vieler Mühe verfolgen lässt. Die Auffindung einer in der Schleimbildung begriffenen Drüse ist manchmal mit grossen Schwierigkeiten verknüpft, da der gebildete Schleim äusserst vergänglich ist. In seinen Eigenschaften stimmt dieser mit denjenigen Schleimmassen überein, welche bei anderen Wasserpflanzen eingehend beschrieben worden sind, so dass eine Wiederholung des dort mitgetheilten an dieser Stelle unterbleiben kann.

Die Entwicklung der Schleimdrüse geht in der Weise vor sich, dass eine Epidermiszelle, welche in ihrer Grösse hinter ihren Nachbarzellen zurückbleibt, zunächst ihre Aussenwand über die Oberfläche der Epidermis emporwölbt und alsdann durch Quertheilung in zwei Zellen zerfällt, wovon die untere zwischen ihren Nachbarzellen versenkt bleibt, während die obere sich zur Drüse entwickelt. Durch eine Querwand theilt sie sich desshalb in zwei Zellen, wovon die untere zur Fusszelle wird, während aus der oberen durch Längstheilung die beiden Endzellen hervorgehen. Wenn die betreffenden Theile der Pflanze ausgewachsen sind, fallen die Schleimhaare, welche die Oberfläche derselben seither bedeckten, ab. Von den einzelnen Bestandtheilen derselben verschwinden nur die beiden Endzellen. Denn die Fusszelle ist mit ihrem unteren Theile zwischen ihre Nachbarzellen eingekellt. Sie kann daher nicht aus dem Verband mit der Pflanze treten. Durch Einlagerung von Korkstoff in ihre bisher noch unverkorkt gebliebenen Querwände, durch welche die Ernährung der Drüse erfolgte, schliesst sie sich nach aussen vollkommen ab, so dass ein Eindringen des Wassers an diesen Stellen unmöglich ist.

*Utricularia vulgaris* L.

Auf die Schleimbildung an den Knospen der Utricularien hat bereits G o e b e l sowohl in seinen „Morphologischen und biologischen Studien“<sup>1)</sup>, als auch in seinen „Pflanzenbiologischen Schilderungen“<sup>2)</sup> zu wiederholten Malen aufmerksam gemacht. Die in den Knospen eingeschlossenen Sprossspitzen dieser Pflanzen endigen in einen stark eingekrümmten Vegetationspunkt, unterhalb dessen die jüngsten Blattanlagen in zwei Reihen angeordnet sind. Derselbe wird von den älteren Blättern, die muschelförmig gekrümmt sind, umschlossen. Diese sind bis an den Vegetationspunkt hinan dicht mit Schleimhaaren besetzt, gleichwie die in der Streckung begriffene Sprossachse. Ferner sind die Blasen, welche im ausgewachsenen Zustande zum Thierfang dienen, auf ihrer Aussenseite sehr dicht damit besetzt und nicht minder auch die merkwürdigen Krallen, welche am unteren Ende der Inflorescenz wahrzunehmen sind.

Diese Schleimdrüsen, wie sie G o e b e l bezeichnet hat, sitzen auf Epidermzellen, welche sich von den ihnen benachbarten Elementen durch ihre geringere Grösse auffallend unterscheiden, mit einem kleinen Fussstück auf (Fig. 4 und 5.) Dieses besteht aus einer einzigen Zelle, welche verkorkte Längswände besitzt, während ihre Querwände keine besonderen chemischen Veränderungen erfahren. Der übrige Theil der Schleimdrüse setzt sich aus zwei Zellen, welche in der Aufsicht einen halbkreisförmigen Umriss zeigen, zusammen. Von oben gesehen macht derselbe den Eindruck einer kreis- bis eirunden Scheibe. Die Wände dieser beiden Zellen bestehen, abgesehen von den äussersten Schichten, aus Cellulose, welche offenbar mit fremden Bestandtheilen ausserordentlich stark durchsetzt sein muss, da sie auf längere Einwirkung von Chlorzinkjod ebenso wenig eine diesbezügliche Reaction gibt wie unter Anwendung von Schwefelsäure und Jodjodkaliumlösung. Sie sind auf ihrer Oberfläche mit einer feinen Cuticula überzogen. Der Inhalt der beiden Zellen besteht aus einem dünnen Wandbeleg aus dichtem, feinkörnigem Protoplasma, welches einen kleinen und unscheinbaren Kern enthält, und aus einer oder mehreren Vacuolen, welche von demselben umschlossen sind. Ein besonderer Körper, wie er in den Schleimhaaren bei den Nymphaeaceen und Cabombeaceen sich vorfindet, ist in den Schleimdrüsen dieser Pflanze nirgends nachzuweisen gewesen.

1) K. G o e b e l, Morphologische und biologische Studien. Annales du jardin botanique de Buitenzorg vol. IX, 41—119.

2) K. G o e b e l, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Th. I.



Ueber den Vorgang der Schleimbildung hat G o e b e l schon nähere Mittheilungen, welche durch entsprechende Abbildungen erläutert sind, in seinen oben angeführten Werken gemacht. Ich habe denselben auf Grund eigener Beobachtungen nichts mehr hinzuzufügen, da dieser Vorgang hier und bei allen übrigen Utricularien in ganz derselben Weise verläuft wie bei allen bis jetzt daraufhin untersuchten Wasserpflanzen. Es werden nämlich die Schleimmassen, welche die jungen Theile dieser Gewächse bedecken, in einem Zwischenraume gebildet, der dadurch entsteht, dass sich die Cuticula von der Zellwand der beiden Endzellen der Drüse löst. Dieser Vorgang führt zur Bildung einer Schleimbeule, welche die Drüse rings umgibt.<sup>1)</sup> Durch die Zerreissung der Cuticula wird dieselbe geöffnet und ihr Inhalt tritt heraus. Derselbe bildet eine zähflüssige Masse von denselben Eigenschaften wie der Schleim, welcher von den Schleimhaaren anderer Wassergewächse abgeschieden wird.

Die Entwicklungsgeschichte dieser schleimabsondernden Drüsen lässt sich bis zu ihren Anfängen zurückverfolgen (Fig. 6a—d), wenn man die jungen Blattgebilde, welche sich um den Vegetationspunkt herumlegen, daraufhin untersucht. Hierbei ergibt es sich, dass sie aus einer Epidermiszelle besteht, welche in ihrer Grösse hinter ihren Nachbarzellen zurückbleibt. Sie wölbt ihre Aussenwand über die Oberfläche der Epidermis hervor und schnürt mittelst einer periclinen Wand eine kleine Zelle ab, aus welcher die Drüse hervorgeht. Sie bildet ein kleines, knopfförmiges Gebilde, welches nach erlangter Grösse sich auf die gleiche Weise theilt. Von den hierbei entstandenen Zellen wird die untere zur Fusszelle, während aus der oberen durch Theilung mittelst einer anticlinen Wand die beiden Endzellen der Drüse hervorgehen. Jene unterliegt im Laufe ihrer Entwicklung der Verkorkung, welche sich nur auf ihre Längswände erstreckt, während diese die Schleimbildung bewirken, die sich an den jungen Theilen der Pflanze geltend macht. Am auffallendsten tritt diese an den Winterknospen hervor.

Wenn die Entwicklung der jungen Pflanzentheile ihren Abschluss gefunden hat, haben die Schleimdrüsen ihre Bestimmung erfüllt. Sie sterben daher nach kurzer Zeit ab. Von den einzelnen Bestandtheilen

---

1) Auf die nämliche Weise entstehen auch die mächtigen Schleimbeulen an den sitzenden und gestielten Haargebilden, welche sich an dem Eingange der Blasen befinden, wie M. Büs gen in einem 1888 in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft erschienenen Aufsatz: „Ueber die Art und die Bedeutung des Thierfanges bei *Utricularia vulgaris* L.“ dargelegt hat.

derselben können nur die beiden Endzellen aus dem Verband mit der Pflanze treten, da die Fusszelle zwischen ihre Nachbarzellen eingesenkt ist. Jene fallen daher ab, sobald die Verkorkung, welche bisher nur auf die Längswände der Fusszelle sich erstreckt hat, nachträglich auch noch auf deren Querwände vorgeschritten ist.

Die gleichen Verhältnisse, wie sie im Vorstehenden für *Utricularia vulgaris* ausführlich dargelegt worden sind, finden sich bei allen übrigen einheimischen Vertretern dieser Pflanzengruppe, wie vergleichende Untersuchungen, welche namentlich an *Utricularia intermedia* und *Utricularia minor* angestellt wurden, ergeben haben. Wie aus den Schilderungen Goebels zu entnehmen ist, ist die Erscheinung der Schleimbildung bei den tropischen Formen, welche im Wasser leben, und bei *Genlisea* allgemein verbreitet.

### *Callitriche vernalis* Kütz.

Auch *Callitriche vernalis* zeigt an den jungen Blättern, welche in decussirter Stellung um den Vegetationspunkt des Sprosses stehen, eine reichliche Bildung von Schleim, der durch besondere Drüsenorgane abgeschieden wird. Diese Gebilde haben ihren Sitz auf der Oberfläche der Sprossaxe und der Blätter, ferner auch auf der Aussen- seite der Blüthe.

Die Schleimdrüse <sup>1)</sup> hat eine mützen- bis schüsselförmige Gestalt (Fig. 7 u. 8). Sie entspringt einer Zelle der Epidermis, die sich von ihren Nachbarzellen durch ihre erheblich geringere Grösse unterscheidet. Auf dieser sitzt sie mit einem kleinen Fussstück auf, welches aus einer einzigen Zelle besteht. Die Längswände derselben unterliegen schon sehr frühzeitig der Verkorkung, wogegen ihre Querwände, auf welchen ein grosses Tüpfel wahrzunehmen ist, sich in chemischer Beziehung vor der Hand nicht weiter verändert. Das mützen- bis schüsselförmige Endstück der Drüse setzt sich aus einer Anzahl von vier bis acht Zellen zusammen, deren Wände bis auf die äussersten Schichten, welche unter der Cuticula liegen, aus Cellulose aufgebaut sind. In Behandlung mit Chlorzinkjod nehmen sie erst nach längerer Dauer der Einwirkung eine violette Färbung an, die dafür spricht, dass ihr fremde Bestandtheile beigemischt sein müssen. Der Inhalt der Drüsenzellen besteht aus einem hyalinen, einen kleinen, unscheinbaren Kern führenden Protoplasma, welches einen dünnen

1) In seiner „Monographie der Gattung *Callitriche*“ hat Hegelmaier diese Haarbildungen sehr genau beschrieben. Von der biologischen Bedeutung derselben hat er dagegen nichts erwähnt.



Beleg an der Innenseite der Wände bildet und eine oder mehrere Vacuolen umschliesst.

Myriophyllin scheint in diesen Schleimorganen nicht gebildet zu werden, da auf Behandlung derselben mit Vanillin-Salzsäure ein Auftreten der rothen Färbung nicht zu beobachten war.

Die in den Blattachsen sitzenden Drüsen weichen in ihrem Bau von den soeben beschriebenen insofern ab, als sie die Form von Schuppen haben. Auf der Stielzelle erheben sich 4—8 in einer und derselben Ebene fächerförmig gestellte Haarzellen, die in ihren sonstigen Eigenschaften vollkommen mit den oben erwähnten übereinstimmen. Die Schleimbildung durch diese Drüsenorgane geschieht in der nämlichen Weise, wie bei allen übrigen bisher beobachteten Wasserpflanzen. Sie vollzieht sich auch hier zwischen der Cuticula und den Zellwänden der einzelnen Drüsenzellen, wodurch auf der Oberfläche der Drüse kleinere oder grössere Schleimbeulen entstehen, deren Inhalt nach erfolgter Zerstörung der Cuticula austritt. Die Ueberreste der letzteren sind besonders an derjenigen Stelle, wo die Drüse dem Fussstück aufgesetzt ist, noch zu erkennen.

Der gebildete Schleim unterscheidet sich, soweit sich dies nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse nachweisen liess, in keiner Weise von denjenigen Schleimmassen, welche von den Schleimhaaren anderer Wasserpflanzen abgeschieden werden. Er ist von geringer Widerstandsfähigkeit gegen äussere Einflüsse, woraus es sich erklären lässt, dass sein Nachweis zuweilen grossen Schwierigkeiten begegnet. Die Entwicklung der Drüsen, welche sich bis in die unmittelbare Nähe des Vegetationspunktes zurückverfolgen lässt, geht in der Weise vor sich, dass eine Epidermiszelle ihre Aussenwand über die Oberfläche der Epidermis emporwölbt und durch Quertheilung in zwei Zellen zerfällt, wovon die untere zwischen ihren Nachbarzellen eingesenkt bleiben muss, während die obere sich weiter entwickelt. Hat sie dabei die Form eines runden Knöpfchens erreicht, so theilt sie sich ebenfalls durch eine Querwand, wobei wiederum zwei Zellen entstehen müssen, wovon die untere zum Fussstück wird, während die obere durch in verschiedener Richtung verlaufende Längstheilungen in eine grössere oder kleinere Anzahl von Zellen zerfällt, welche den schleimabsondernden Theil der Drüse darstellen. Derselbe erlangt, sobald er den Abschluss seiner Entwicklung erreicht hat, eine mützen- bis schüsselförmige Gestalt. Wenn die Pflanzentheile ausgewachsen sind, sterben die Drüsen auf denselben ab und verschwinden. Ihre Abtrennung erfolgt über dem Fussstück, welches mit der Pflanze in Verbindung

bleibt, da es mit ihm fest verwachsen ist. Doch bevor dies geschehen kann, werden die bisher unverkorkt gewesenen Theile seiner Wände einer nachträglichen Verkorkung unterworfen, welche den vollständigen Abschluss dieser Zelle nach aussen hin bewirkt.

*Myriophyllum spicatum* L.

Bei den Myriophyllen ist der Vegetationspunkt mit den jüngsten Blattanlagen von den älteren Blattorganen, welche muschelförmig nach einwärts gekrümmt sind, eingehüllt. An diesen sitzen zahlreiche Schleimorgane, durch deren Thätigkeit die jungen Organe mit einer Hülle von Schleim versehen werden. Dieselben sitzen vor allem am Grund und an der Spitze der Blattfiedern und sind aber auch an deren Seiten in beträchtlicher Anzahl vorhanden. Es sind trichomatische Auswüchse des Blattes, die sich von unten nach oben etwas verjüngen und in eine stumpfliche Spitze auslaufen. Sie sind stets gerade gerichtet. Die an den Seiten der Fiedern befindlichen legen sich dicht an die Oberfläche des Blattes an. Sie sind aus einer grösseren Anzahl dünnwandiger Zellen aufgebaut, deren Aussenwände stark hervorgewölbt sind, wodurch das ganze Gebilde ein sehr eigenenthümliches Aussehen erhält. Dieses wird noch durch das starke Lichtbrechungsvermögen der Wände und des Inhaltes derselben erhöht. Jene bestehen, abgesehen von den äussersten, unter der Cuticula liegenden und später der Verschleimung unterworfenen Schichten, aus Cellulose, welche auf Behandlung mit Chlorzinkjod nach kurzer Einwirkung eine tief violette Farbe annimmt. Dieser setzt sich aus einem homogenen, stark lichtbrechenden Protoplasma zusammen, welches einen dünnen Beleg an den Wänden bilden. Es enthält einen ausserordentlich kleinen Zellkern und eine oder mehrere Vacuolen. In diesen ist der hier von Raciborski<sup>1)</sup> zuerst aufgefundene Secretstoff, welcher daher als Myriophyllin bezeichnet worden ist, in Form einzelner grösserer Ballen, welche sich in Behandlung mit Vanillin-Salzsäure kirschroth färben, aufgehäuft.

Die äussersten Schichten der Zellwand erleiden später eine Umwandlung in Schleim, welcher zwischen Cuticula und Zellwand angesammelt wird, bis er aus seiner Umhüllung austritt, um sich in die Zwischenräume in der Knospe zu ergiessen (Fig. 9). Er bildet eine zähflüssige Masse, welche unter Zutritt von Wasser leicht verquillt. Er wird besonders an Winterknospen in grosser Menge gebildet.

---

<sup>1)</sup> Raciborski, l. c.



Die Entwicklung der Schleimorgane lässt sich bis an die jüngsten Blattanlagen am Vegetationspunkt zurückverfolgen, wobei sich ergibt, dass sie aus einer Epidermiszelle des Blattes hervorgehen. Diese theilt sich zunächst in 2—3 Zellen, aus denen durch vielfache Längs- und Quertheilung das Schleimorgan hervorgeht. Nach Erfüllung ihrer Function sterben diese trichomatischen Gebilde ab und verschwinden unter Zurücklassung einer kleinen Narbe, welche als kleiner brauner Fleck auf dem Blatte erkennbar bleibt.

Die vorstehend betrachtete Form lebt unter Wasser. Es gibt aber auch solche, welche später ihre Sprosse über das Wasser emporheben. Dahin gehört *Myriophyllum proserpinacoïdes*, eine sehr verbreitete Gewächshauspflanze. Dieselbe besitzt, so lange sie noch unter Wasser bleibt, ebensolche Schleimorgane wie die oben geschilderte Pflanze, sobald sie aber ihre Sprosse über das Wasser erhebt, bildet sie dieselben alsbald zurück, da sie sich ähnlich wie *Nelumbium speciosum* nicht mehr von Wasser benetzen lässt. Es muss dabei erwähnt werden, dass die Wasserform der Pflanze erst auftritt, wenn die Pflanze in tieferes Wasser gesetzt wird, wie dies in den Culturen von Professor Goebel hier geschah; gewöhnlich trifft man von dieser Pflanze nur die Luftform.

#### *Ceratophyllum demersum* L.

Schleimorgane von ganz demselben Bau wie diejenigen der von mir untersuchten *Myriophyllum*-arten besitzt auch *Ceratophyllum demersum*. Dieselben finden sich am Grunde und an der Spitze der Blätter. Es sind ebenfalls Haarbildungen, welche sich aus einer grossen Anzahl von Zellen zusammensetzen. Diese besitzen Wände aus Cellulose und einen spärlichen protoplasmatischen Inhalt. Ausserdem finden sich darin grosse Mengen von Myriophyllin.

Der Vorgang der Schleimbildung verläuft in der nämlichen Weise wie bei den Schleimorganen der *Myriophyllum*-arten. Dasselbe gilt auch in Bezug auf das Auftreten und Verschwinden dieser Haargebilde.

#### V.

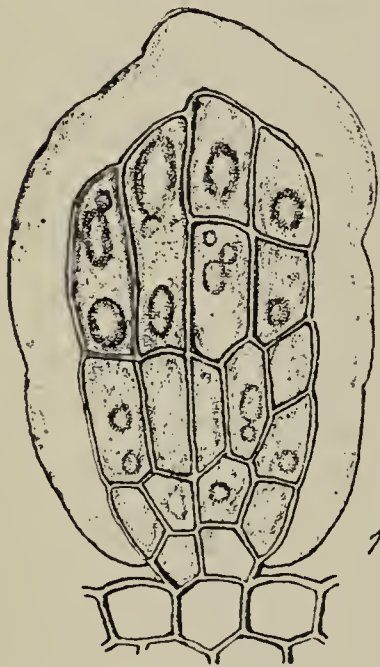
Bei den hierher gehörigen Gewächsen bildet das Blatt an seinem Grunde eine stengelumfassende Scheide, welche als Tute, *ochrea*, bezeichnet zu werden pflegt. Auf der gesammten Oberfläche der jungen Pflanzentheile findet eine reichliche Bildung von Schleim statt, welche durch besondere Haarbildungen, Zotten, veranlasst wird.

*Polygonum amphibium* L. und *Rumex maritimus* L.

Bei einigen Vertretern dieser beiden sowohl Land- als auch Wasserbewohner umfassenden Gattungen *Polygonum* und *Rumex* ist die Bildung von Schleim durch eigenthümliche Oberhautanhängsel von Joh. Hanstein schon im Jahre 1868 zum Gegenstande einer eingehenden Untersuchung gemacht worden und seine Beobachtungen sind von solcher Vollständigkeit, dass uns eine ausführlichere Darlegung dieser Verhältnisse unter Hinweis auf seine in der „Botanischen Zeitung“ abgedruckte Abhandlung erlassen bleiben kann.

Die beiden bei meinen Untersuchungen verwendeten Vertreter der beiden Gattungen zeigen in Bezug auf die Schleimbildung an den Knospentheilen eine solche Uebereinstimmung unter einander, dass es mir zweckmässig erscheint, beide gemeinsam zu betrachten.

Die Ochrea eines jeden Blattes bildet stets eine festgeschlossene Scheide um die jüngeren Knospentheile, so dass der Vegetationspunkt, sowie die sämtlichen noch in der Ausbildung begriffenen Blattgebilde in der Knospe durch diese Einrichtung vollständig von der Aussenwelt abgeschlossen sind. Um noch obendrein die innerhalb der Knospe vorhandenen Zwischenräume auszufüllen, findet zwischen den einzelnen Theilen derselben eine reichliche Bildung von Schleimmassen statt. Dieselbe wird durch besondere Haarbildungen, welche Hanstein als „Zotten“ bezeichnet hat, veranlasst. Sie sind in zweierlei Form ausgebildet. Hanstein gibt von den Zotten der einen Art (Fig. 1) folgende Schilderung: „Sie entspringen



mit einer Zelle aus der Oberhaut zwischen den übrigen Zellen derselben; auf diese eine folgen zwei, darauf meist vier vierzellige Reihen, welche alle ziemlich in einer Ebene liegen, deren obere aber weniger und deren mittlere mehr Zellen enthalten können. Die Zellen nehmen nach oben an Länge zu und das Ganze stellt ein längliches, nach beiden Enden verschmälertes Läppchen dar, welches, zwischen den genäherten Blattflächen der Knospe aufwärts gerichtet, mit seiner Breitseite gegen die Blattscheidenfläche gewendet ist.“ — „Unter Wasser oder Alkohol betrachtet, erscheinen die Zellwände ziemlich dünn, die Zellräume stark mit plasmatischen Stoffen erfüllt. Unter quellenden Reagentien schwellen jene erheblich auf, während diese sich zusammenziehen.“ Ueber die Zotten der anderen



Art (Fig. 2) äussert er sich folgendermassen: (Es) „finden sich (besonders in der Gattung *Polygonum*) auf der nicht mit bandförmigen Zotten besetzten Seite der jungen Blätter kleine, knopfförmige Zotten, welche meist aus vier auf einem zweizelligen Stielchen regelmässig nebeneinander stehenden Zellen bestehen (aber auch mehr dergleichen haben oder unregelmässig gebildet sein können), deren jede eine oder ein Paar Schleimbeulen entwickelt, die sich gerade so verhalten wie die der langen Zotten.“ Mit dieser Schilderung ist eigentlich alles das erschöpft, was über die Gestaltungsverhältnisse dieser Haarbildungen zu bemerken ist. Was die chemische Beschaffenheit, welche die Wände der diese zusammensetzenden Zellen betrifft, so wäre hinzuzufügen, dass die beiden Zellen, welche auf der Epidermiszelle aufsitzen und den übrigen Theil der Zotte tragen, nach Art der Fussstücke an den Schleimhaaren anderer Wasserpflanzen, Längswände besitzen, welche der Verkorkung unterliegen, während ihre Querwände keiner besonderen chemischen Veränderung unterworfen werden. Der übrige Theil der Zotte besteht aus Zellen, deren Wände bis auf die unter der Cuticula liegenden Schichten aus Cellulose aufgebaut sind. Es muss diese jedoch sehr stark mit fremden Bestandtheilen durchsetzt sein, da sie auf Chlorzinkjod nicht sofort eine blaue Färbung annimmt. Was den Inhalt dieser Zellen anbelangt, so hat Hanstein bereits hervorgehoben, dass „die Zellräume stark mit plasmatischen Stoffen erfüllt seien.“ Dieselben sind innen mit einem Beleg dichten Protoplasmas, welches einen kleinen, deutlich bemerkbaren Kern enthält, ausgekleidet. Innerhalb desselben befinden sich eine oder mehrere Vacuolen. Ferner beobachtet man darin kleinere oder grössere Ballen eines scheinbar ebensolchen Körpers, wie er sich in den Schleimhaaren mancher anderer Wasserpflanzen vorfindet. Ob derselbe indessen mit dem „Myriophyllin“ übereinstimmt, konnte ich bedauerlicher Weise nicht entscheiden, da mir für meine Untersuchungen nur Alkoholmaterial zur Verfügung stand. Die Beobachtung dieses Körpers ist nämlich nur an frischem Material vorzunehmen, weil er in Alkohol sich derart verändert, dass er in Behandlung mit Vanillin-Salzsäure die bezeichnende Reaction nicht mehr gibt.<sup>1)</sup>



1) Bei der Untersuchung dieses Inhaltsstoffes an frischem Material hat sich ergeben, dass derselbe bei längerer Einwirkung von Vanillin-Salzsäure die Eigenschaften des Raciborski'schen Myriophyllin's zeigt.

Ueber die Art und Weise der Schleimbildung hat Hanstein auch bereits nähere Mittheilungen gemacht, welche ich hier folgen lassen will. „Bei voller Vegetation und genügendem Wasserzutritt erblickt man nun auf den nach aussen gekehrten Seitenwänden der Zellen blasenförmige Auftreibungen, die bald einen Theil, bald die ganze Wand einnehmen, bald auf einzelnen, bald auf fast allen Zellen desselben Läppchens zugleich erscheinen. Dieselben werden durch Abheben einer Cuticula von der darunter liegenden Zellhautschicht mittelst einer sich verflüssigenden und dabei aufblähenden Substanz hervorgerufen. Erst niedrig, wölbt sich die Blase allmählich auf und endlich findet man sie auf dem Scheitel geöffnet, ihren Inhalt entleerend oder schon leer. Der Inhalt der Blase ist durchaus farblos wie die Zellwand selbst. Er wird durch Jod weder blau, noch gelb, noch braun gefärbt, auch nicht durch Chlorzinkjod. Wohl aber quillt er in Wasser zu vollkommen bis zu vollkommen klarer Lösung auf und erhärtet beim Eintrocknen zu durchsichtiger amorpher Masse.“ Mehr als dies meine eigenen Worte vermögen, halte ich diesen Vorgang durch Hanstein's Schilderung für hinreichend gekennzeichnet; zwar bezieht sich diese Schilderung nur auf die schuppenförmigen Zotten, allein auch über die knopfförmigen bemerkt der Verfasser, dass „jede eine oder ein Paar Schleimbeulen entwickelt, die sich gerade so verhalten wie die der langen Zotten.“

Auch die Entwicklung der Schleimzotten wurde von Hanstein bei *Rumex Patientia* bis zu ihren Anfängen zurückverfolgt, wobei sich herausstellte, dass die jungen Knospentheile, welche den Vegetationspunkt umgeben, bereits „dichtzottig“ erscheinen. Sie entspringen aus Zellen der Epidermis, welche den übrigen Elementen dieser Gewebeschicht an Grösse nachsteht, und entwickeln sich auf die Weise, dass diese ihre Aussenwand über die Oberfläche emporwölbt und durch eine Querwand in zwei Zellen zerfällt, wovon die untere zwischen ihren Nachbarzellen versenkt bleibt, während die obere die weitere Ausbildung der Zotte übernimmt. Durch eine Längswand zerfällt diese in zwei Zellen, welche sich ihrerseits wieder durch eine Querwand theilen, so dass anfänglich vier neu entstandene Zellen vorhanden sind. Von diesen werden die unteren zu den Fusszellen, während aus den oberen durch entsprechende Theilungen eine schuppenförmige oder knopfförmige Zotte hervorgeht. Dies richtet sich nämlich danach, ob die ferneren Längstheilungen, welche an diesen Zellen stattfinden, stets in der gleichen Ebene sich vollziehen wie die zuerst erfolgte, oder ob neben diesen auch solche eintreten, bei welchen



die Theilungsebene einen rechten Winkel zu der ursprünglichen bildet. Da in dem einen Falle verschiedene Quertheilungen bei diesen Vorgängen mit im Spiele sind, im anderen dagegen nicht, so muss dort eine schuppen- und hier eine knopfförmige Zotte sich aus den beiden Zellen, von welchen die Bildung des schleimabsondernden Theiles derselben ihren Ausgang genommen hat, entwickeln.

Wenn die jungen Pflanzentheile ausgewachsen sind, haben die Zotten ihren Zweck erfüllt. Sie fallen daher schon nach einiger Zeit ab, indem sich der Theil derselben, welcher der Schleimbildung gedient hat, über dem Fussstück abtrennt, bevor dieses in den bisher noch unverkorkt gewesenen Wandtheilen einer nachträglichen Verkorkung unterworfen worden ist.

Zum Schlusse verdient noch darauf hingewiesen zu werden, dass sich Land- und Wasserbewohner innerhalb der beiden untersuchten Gattungen in Beziehung auf die Bildung von Schleimzotten nicht von einander unterscheiden, da Hanstein's Untersuchungen an *Rumex Patientia*, einer ausgesprochenen Landform, angestellt worden sind.

## VI.

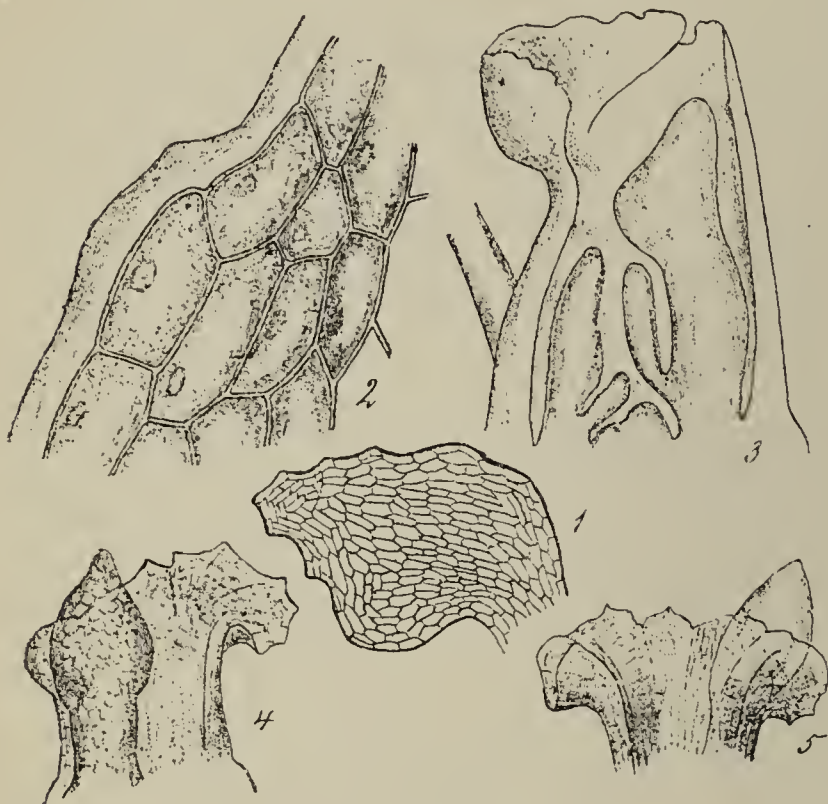
In diese Gruppe gehören solche Gewächse, bei denen die Schleimbildung durch den Rand der scheidenartigen Nebenblätter veranlasst wird. Dahin müssen die Pontederiaceen (untersucht wurden: *Heteranthera reniformis* und *zosterifolia*, *Pontederia crassipes* und *cordata*) gestellt werden.

### *Heteranthera reniformis* R. et P.

Zur Bildung jener Schleimüberzüge, welche die jungen Theile dieser Pflanze in solcher Mächtigkeit bedecken, dass dies bereits für das blosse Gefühl wahrnehmbar hervortritt, besitzt diese Pflanze eine in ihrer Art wohl einzig dastehende Einrichtung. Die Bildung des Schleimes geschieht nämlich in diesem Falle durch merkwürdige Anhänge, welche an den „intrapetiolären Stipeln“ auftreten. Die letzteren sind als häutige Blattgebilde, welche den Stengel, mit dem sie am Grunde etwas verwachsen sind, rings umfassen, ausgebildet. An ihrem Ende befindet sich eine gestielte Drüse, deren Zellen mit „Myriophyllin“ erfüllt sind; zu beiden Seiten derselben ist der Blatt-rand der Stipel in je zwei Lappen zertheilt, welche als die schleimbildenden Organe der Pflanze zu betrachten sind<sup>1)</sup> (Fig. 1). Die-

1) Einen Unterschied von der oben beschriebenen Art macht ein anderer Vertreter dieser Gattung, *Heteranthera zosterifolia*, insofern, als dort eine Zertheilung des Randes an einzelne Lappen nicht stattfindet. Die Schleimbildung wird in diesem Falle von dem unzertheilten Rande der Stipel besorgt.

selben sind bei der gegenständigen Anordnung der jungen Blätter innerhalb der geschlossenen Knospe so gestellt, dass sie mit ihrer Innenseite der Vorderseite des betreffenden, noch fest zusammenge-  
rollten Blattes zugewandt ist. Sie umschliesst dieses derart, dass die vier Schleimlappen es rings umgeben und es durch ihre Thätigkeit allseitig mit Schleim umhüllen. Die Zellen, welche diese merkwürdigen Gebilde zusammensetzen, besitzen dünne Wände, welche bis auf die unmittelbar unter der Cuticula liegenden Schichten aus reiner Cellulose und einen dichten protoplasmatischen Inhalt, in dem ein kleiner Kern deutlich wahrnehmbar ist, und das Myriophyllin scheinbar nicht gebildet wird (Fig. 2).



Die Bildung des Schleimes geschieht in der gewöhnlichen Weise, indem zwischen der Cuticula und der Zellwand der Schleim durch Verquellung der äussersten Membranschichten gebildet wird. Dieser Vorgang vollzieht sich anfangs nur auf einzelnen Stellen der zweischichtigen Zellfläche und schreitet nach und nach über die gesamte Oberfläche derselben fort. Nach der

Zerreissung der Cuticula ergiesst sich der gebildete Schleim, welcher in diesem Falle eine sehr zähflüssige Masse bildet, über die jungen Organe und umhüllt sie mit einem mächtigen Ueberzug.

Die Stipeln werden am Grunde der jüngsten Blattanlage, welche aus dem Vegetationspunkt hervorgegangen ist, schon als einfacher Zellkörper angelegt (Fig. 3). Im Laufe der Entwicklung geht daraus ein merkwürdiges Blattgebilde hervor, welches mit seinen seitlichen Rändern das zugehörige Blatt bereits zu umschliessen beginnt, während an seiner Spitze eine deutliche Zertheilung in vier Schleimlappen wahrzunehmen ist. Hinter demselben ragt mit ihm am Grunde verwachsen die Drüse als ein keulenförmiges Gebilde hervor (Fig. 4 und 5).

Nach erlangter Ausbildung treten die Lappen in die Bildung der Schleimmassen, welche die jungen Theile in der Knospe einhüllen,



ein und gehen nach der Erfüllung dieses Zweckes sammt dem übrigen Theil der Stipel zu Grunde.

*Pontederia crassipes* Mart. und *Pontederia cordata* L.

Wie bei *Heteranthera reniformis*, so bildet auch bei *Pontederia crassipes* und *cordata* der obere, in mehrere Lappen zertheilte Rand der Nebenblätter das Organ für die Schleimbildung. An dem oberen Ende dieser scheidenartig verbreiterten Blattgebilde befindet sich eine Drüse, deren Zellen aussen stets mit Schleim umgeben sind und innen grosse Ballen von Myriophyllin enthalten. Zu den beiden Seiten derselben bemerkt man je zwei unregelmässig umrandete Lappen, deren Zellen die Schleimbildung im Innern der Knospe veranlassen. Unter diesen finden sich einzelne, welche von Myriophyllin fast vollständig ausgefüllt sind, wie deren viele auf das ganze Nebenblatt vertheilt sind. Besonders die an dem Rande der Schleimorgane liegenden Zellen enthalten einen tief violetten Farbstoff.

In ihrem Bau und in ihrer Entwicklung zeigen diese Schleimorgane eine so wesentliche Uebereinstimmung mit denjenigen von *Heteranthera reniformis*, dass auf ein näheres Eingehen auf dieselben hier verzichtet werden kann.

## VII.

„Die sog. „Intravaginalschuppen“, trichomatische Auswüchse an der Blattbasis mancher Wasser- und Sumpfpflanzen werden sich bei genauerer Betrachtung wohl auch als Schleimorgane herausstellen.“ Mit diesen Worten äusserte sich Goebel<sup>1)</sup> über die muthmassliche Bedeutung jener eigenartigen Gebilde, welche innerhalb des verbreiterten Blattgrundes mancher Wasser- und Sumpfpflanzen zu finden sind. Diese Vermuthung hat sich bei der näheren Untersuchung derselben, deren Ergebnisse den Gegenstand des Folgenden bilden sollen, vollkommen bestätigt gefunden.

*Vallisneria spiralis* L.

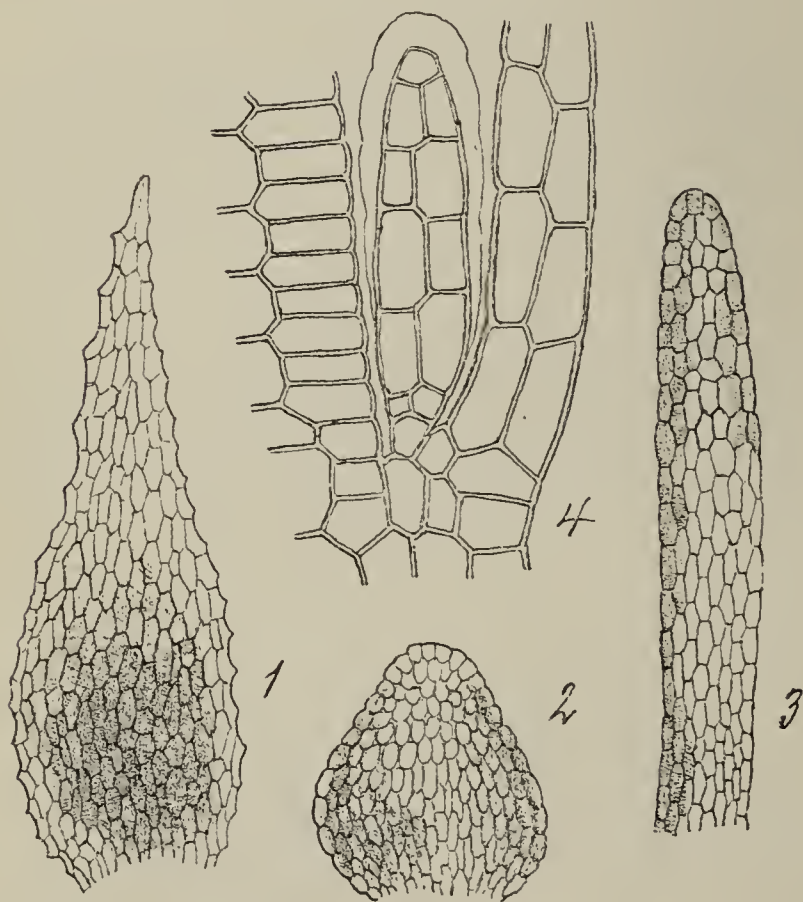
Bei *Vallisneria spiralis* sind die Blätter, welche der äusserst verkürzten Sprossaxe aufsitzen, an ihrem Grunde derart verbreitert, dass sie die jüngeren Organe in der Knospe wie eine Scheide umschliessen. In den Zwischenräumen, welche sich zwischen den einzelnen Bestandtheilen der Knospe finden, bemerkt man lappenähnliche Gebilde, welche in der Regel nur aus zwei Zellschichten bestehen (Fig. 1). Sie sind

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen Bd. II, II. Hälfte, p. 233.

an der Basis des Blattes festgewachsen und erreichen eine beträchtliche Länge. Sie sind am Grunde sehr stark verbreitert und werden nach oben hin schmaler und endigen in eine abgestumpfte Spitze. Sie umhüllen die jungen Pflanzentheile, welche in der Knospe entstehen, von ihrer ersten Anlage bis zu einer gewissen Entwicklungsstufe, da sie in grosser Anzahl rings um dieselben angeordnet sind. Sie neigen sich, so lange sie dieselben noch an Grösse überragen, mit ihrem Ende über denselben zusammen, und richten sich gerade, sobald diese sie an Grösse überholt haben.

Die Zellen dieser trichomatischen Gebilde besitzen dünne Wände, welche bis auf die unmittelbar unter der Cuticula liegenden Schichten aus Cellulose bestehen. Der Inhalt derselben besteht aus einem dünnen Wandbeleg von dichtem, einen kleinen, leicht erkennbaren Zellkern führenden Protoplasma, in welchem eine oder mehrere kleinere oder grössere Vacuolen eingeschlossen sind. Obschon das Myriophyllin an anderen Theilen der Pflanze in Masse gebildet wird, so liess sich dessen Auftreten in diesen Zellen nirgends nachweisen.

Die Intravaginalschuppen bezwecken die Bildung der ungeheuren Schleimmassen, welche die jungen Theile der Pflanze, so lange sie noch in der Knospe eingeschlossen sind, umhüllen. Dieser Vorgang vollzieht sich in der Weise, dass zwischen der Cuticula und der Zellwand ihrer einzelnen Zellen Schleim gebildet wird, der aus der Verquellung der äussersten Membranschicht hervorgeht. Man findet daher, dass auf der ganzen Oberfläche der Schuppe eine gleichmässige, zuweilen noch auf grössere oder kleinere Strecken von der Cuticula überzogenen Schleimschicht lagert. Durch sie werden die Zwischenräume, welche zwischen den einzelnen Bestandtheilen der



Knospe sich befinden, mit einer zähflüssigen Masse ausgefüllt.

Die Intravaginalschuppen gehen aus einer kleinen Zellgruppe an der Basis der jungen Blätter hervor. Sie eilen diesen letzteren in



ihrer Entwicklung voraus, um durch die Ausscheidung von Schleim eine dichte Hülle um dieselben zu bilden.

Nach Erfüllung dieses Zweckes verbleiben sie an Ort und Stelle, da sie eine besondere Einrichtung zur Abstossung nicht besitzen. Sie gehen erst dann zu Grunde, wenn auch das zugehörige Blatt abstirbt. Bei einem anderen Vertreter dieser Gattung, *Vallisneria alternifolia* hat Goebel<sup>1)</sup> sogar Schleimbildung im Innern des Gewebes beobachtet. Es vollzieht sich dieser Vorgang in besonderen Zellen, welche sich vor den übrigen Gewebeelementen durch ihre bedeutendere Grösse auszeichnen. Leider war das Material, welches Herr Prof. Goebel in einem Teiche im Küstengebiete des indischen Festlandes gesammelt hat, nicht mehr zur Stelle, so dass mir eine nähere Untersuchung dieser Verhältnisse unmöglich war.

*Hydrocharis morsus ranae* L. und *Trianea bogotensis* Karst.

Intravaginalschuppen finden sich auch bei *Hydrocharis morsus ranae* und *Trianea bogotensis*, welche bekanntlich der nämlichen Pflanzenfamilie angehören wie *Vallisneria spiralis*. Sie sitzen ebenfalls an der Basis der Blätter, deren Grund sich zu einer häutigen Scheide entwickelt. Es sind lappenförmige Auswüchse trichomatischer Natur, welche aus nur zwei Zellschichten bestehen. Bei der einen der beiden Pflanzen besitzen sie eine schmallanzettliche (Fig. 2), bei der anderen eine breitherzförmige Gestalt (Fig. 3), erreichen aber keine solche Grösse wie die Intravaginalschuppen von *Vallisneria spiralis*.

Die Schleimmassen, welche sich im Innern der Knospe vorfinden, sind auf die Thätigkeit dieser Organe zurückzuführen. Ihre Entwicklung geht ebenfalls von einer Zellgruppe an der Basis der Blätter aus und führt schliesslich zur Ausbildung einer zweischichtigen Zellfläche von lappenförmiger Gestalt.

Im Gegensatz zu *Vallisneria spiralis*, wo sie nach der Erfüllung ihrer Bestimmung an Ort und Stelle verbleiben, bis sie mit dem zugehörigen Blatte zu Grunde gehen, verschwinden die Intravaginalschuppen bei diesen beiden Pflanzen scheinbar sehr bald. Denn es gelang mir trotz eifrigen Suchens nicht, sie an der Basis der älteren Blätter noch aufzufinden.

*Elodea canadensis* Casp.

Bei *Elodea canadensis* beobachtet man in den Achseln der jüngeren Blätter kleine, lappenförmige Gebilde. Es sind dies ebenfalls Intra-

1) Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen II, pag. 233.

vaginalschuppen, welche zur Bildung von Schleim dienen (Fig. 4). Sie bestehen aus zwei Schichten von Zellen, welche sehr dünne, auf ihrer Aussenwand von einer feinen Cuticula überzogene Wände und einen dichten protoplasmatischen Inhalt mit Kern und Vacuole besitzen. Durch Umwandlung der äussersten Membranschichten bildet sich zwischen der Cuticula und der Zellwand der Schleim, welcher das ganze Gebilde als allseits geschlossene Beule so lange umgibt, bis deren Umhüllung gesprengt wird.

Die Intravaginalschuppen werden schon sehr frühzeitig am Vegetationspunkt angelegt und verschwinden, sobald die Blätter, in deren Achseln sie sitzen, am Abschluss ihrer Entwicklung angelangt sind.

*Hydrocleis Commersonii Rich., Alisma Plantago L. und Sagittaria lancifolia L.*

Die Alismaceen zeigen im Allgemeinen dieselben Einrichtungen zum Schutze ihrer jungen Organe wie die zuvor beschriebenen Hydrocharideen, denen sie ja auch in systematischer Hinsicht sehr nahe stehen. Obschon die Systematiker diese Pflanzengruppe in zwei Abtheilungen, die Butomeen und die Alismeen, zerlegen, wovon die eine neben *Butomus umbellatus* *Hydrocleis nymphaeoides* und die andere *Alisma Plantago* und *Sagittaria sagittaeifolia* und *lancifolia* umfasst, so werde ich sie doch im Folgenden gemeinsam vornehmen, da die von mir untersuchten Vertreter derselben in Bezug auf den Aufbau der Knospe, sowie der Beschaffenheit der schleimbildenden Organe eine sehr wesentliche Uebereinstimmung unter einander aufweisen.

Bei sämtlichen von mir untersuchten Pflanzen besitzen die Blätter einen stark verbreiterten Grund, mittelst dessen die älteren die jüngeren wie mit einer Scheide umschliessen. Organe anderer Art, wie z. B. Stipeln, sind an dem Aufbau der Knospe nicht betheiligt. Die Bildung der im Inneren der Knospe vorhandenen Schleimmassen geht von intravaginalen Schuppen, welche an der Basis der Blätter ihren Sitz haben und um diese in beträchtlicher Zahl angeordnet sind. Sie haben bei allen hierher gehörigen Gewächsen die Gestalt eines langgestreckten, von unten nach oben spitz zulaufenden Läppchens. Sie überragen vermöge ihrer bedeutenderen Länge die jugendlichen Blätter um ein Beträchtliches. Sie bestehen aus zwei Zellschichten, deren einzelne Elemente dünne Wände aus Cellulose und einen dichten protoplasmatischen Inhalt mit Kern und Vacuole besitzen. Besondere Secretstoffe wie das Raciborski'sche Myriophyllin waren in diesem nicht nachzuweisen.



Sämmtliche Zellen der Intravaginalschuppen sind auf ihrer Oberfläche von einer einheitlichen Cuticula überzogen, welche sich von der darunter befindlichen Zellwand löst, sobald die äussersten Schichten der letzteren in Schleim umgewandelt werden. Auf diese Weise entstehen auf der Aussenseite der Schuppen Schleimansammlungen, welche sich theils nur auf einzelne Stellen, theils auf die ganze Oberfläche derselben erstrecken. Nach der Zerstörung der Cuticula ergiesst sich deren Inhalt in die Zwischenräume der Knospe, so dass die einzelnen Bestandtheile derselben bis an den Vegetationspunkt hinan mit einem dichten Schleimmantel umhüllt werden.

Die Intravaginalschuppen werden schon sehr früh als ein kleiner Höcker an der Basis der jungen Blätter angelegt und wachsen sehr rasch heran, um in die Bildung des Schleimes einzutreten. Nach der Erfüllung dieses ihres Zweckes werden sie nicht sogleich abgestossen, sondern verweilen so lange noch an Ort und Stelle, bis das betreffende Blatt, an dessen Basis sie ihren Sitz haben, zu Grunde geht.

*Potamogeton natans* L. und *Potamogeton rufescens* Schrad. *Zostera marina* L.

Zur Bildung von Schleimüberzügen, womit sie ihre jungen, noch in der Knospe eingeschlossenen Organe einhüllen, besitzen die der Familie der Najadeen angehörigen Gewächse Intravaginalschuppen von ebensolcher Beschaffenheit, wie wir sie soeben bei den Hydrocharideen und Alismaceen kennen gelernt haben. Dies zeigte sich bei der näheren Untersuchung von *Potamogeton natans* und *rufescens*, sowie von *Zostera marina*, welche in dieser Hinsicht eine auffallende Uebereinstimmung mit einander zeigen.

Im Gegensatz zu den zuvor betrachteten Pflanzen sind bei diesen Gewächsen Nebenblattgebilde von häutiger Beschaffenheit, die vermöge ihrer gegenständigen Stellung die am Grunde scheidenartig verbreiterten Blätter rings umfassen, am Aufbau der Knospe betheiligt. In der von jedem Blatt und seinem Nebenblatt gebildeten doppelten Umhüllung sind die jüngeren Knospentheile eingeschlossen. Rings um dieselben sind in regelmässiger Vertheilung mehrere lange und schmale, nach oben spitz zulaufende Schuppen angeordnet, welche durch ihre Thätigkeit die von ihnen umhüllten Organe mit einem Schleimmantel versehen. Dieser kommt dadurch zu Stande, dass die Elemente dieser zweischichtigen Zellflächen die äussersten Schichten ihrer Wände in Schleim verwandeln, welcher sich zwischen der Cuticula und der Zellwand ansammelt. Durch die Zerstörung der ersteren

werden die so auf den Schuppen entstandenen Schleimbeulen gesprengt und ihr Inhalt ergiesst sich in die Zwischenräume der Knospe und umhüllt die eingeschlossenen jungen Theile der Pflanze.

Ebenso wie bei den zuvor behandelten Hydrocharideen und Alismaceen gehen die Intravaginalschuppen aus einer kleinen Gruppe von Zellen an der Basis der Blätter hervor. Sie wachsen sehr rasch heran und treten sehr bald in die Bildung des Schleimes ein. Nachdem sie diesen Zweck erfüllt haben, verbleiben sie noch fernerhin an ihrer Stelle, bis sie mit dem Blatte, an dessen Basis sie sitzen, zu Grunde gehen.

### Cryptogamen.

Dass die Schleimbildung im Kreise der zu den Cryptogamen gehörigen Wasser- und Sumpfpflanzen eine weite Verbreitung besitzt, ist von früheren Arbeiten her hinlänglich bekannt.

Was ihr Auftreten bei den Gefässcryptogamen anbelangt, so begegnet uns diese Erscheinung sowohl bei den Pteridophyten, als auch bei den Bryophyten.

Unter den Pteridophyten zeichnen sich namentlich die Hydropteriden, welche die beiden Familien der Salviniaceen und Marsiliaceen umfassen, durch eine mehr oder minder ausgiebige Schleimbildung am Vegetationspunkt, sowie an den jungen Blattanlagen aus, wie im Folgenden näher dargelegt werden soll.

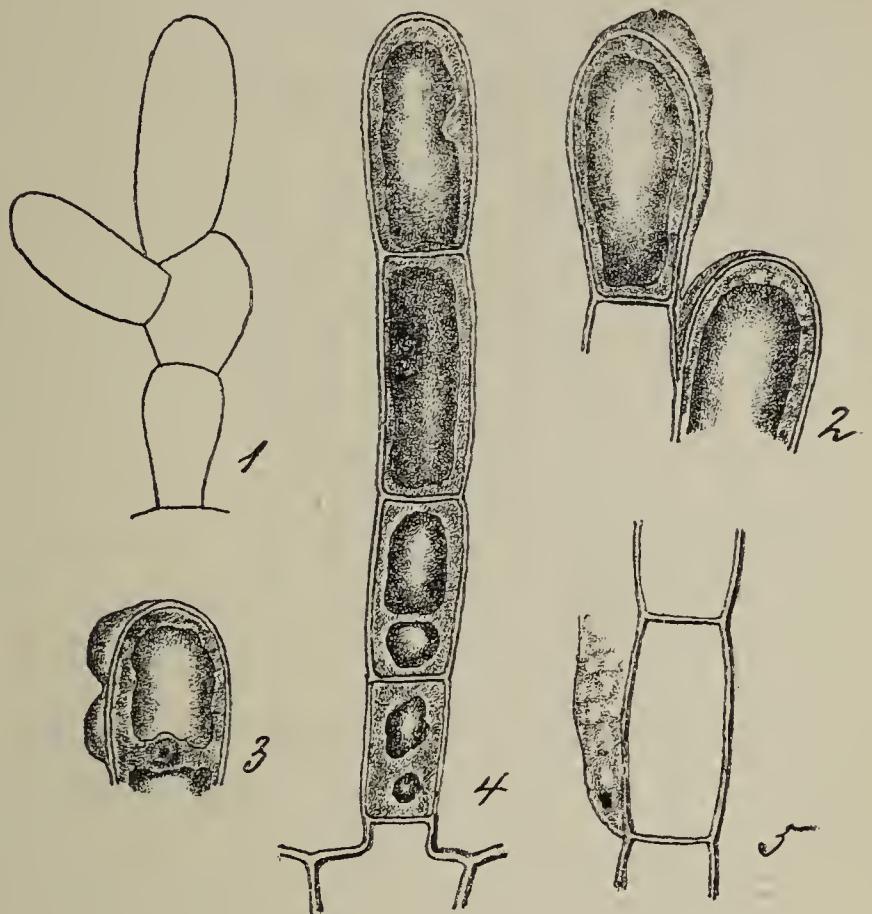
#### *Azolla caroliniana* W. und *Azolla filiculoides* Lam.

Bei den beiden Arten der Gattung *Azolla* trägt der durch Seitenknospen reich verzweigte Stamm auf der Bauchseite die Wurzeln, auf der Rückenseite die in zwei Reihen angeordneten Blätter, welche in je einen oberen, rückenständigen und einen unteren, bauchständigen Lappen zertheilt sind. Während dieser stets untergetaucht ist, schwimmt jener auf der Oberfläche des Wassers. Er besitzt eine Höhlung, welche in der Regel von einer Cyanophyce, *Anabaena Azollae* bewohnt wird; sie ist zugleich der Ort, wo die Bildung von Schleim stattfindet. An älteren Blättern ist zwar gewöhnlich nichts mehr von diesem zu finden, was wohl Zelinka veranlasst haben mag, das Vorhandensein desselben gänzlich in Abrede zu stellen. Bei den jugendlichen Blättern, welche sich um den Vegetationspunkt des Stammes schaaren, sind dagegen diese Höhlungen dicht mit Schleim angefüllt, wie Goebel schon vor längerer Zeit gezeigt hat. Dieser Schleim stammt von den merkwürdigen Haarbildungen, welche aus den Zellen



der Wand entspringen und in die Höhlung weit hineinragen. In ihrem oberen Theile verzweigen sie sich nach allen Richtungen (Fig. 1).

Sie setzen sich aus mehreren Zellen zusammen. Die äusserst dünnen Wände derselben sind, abgesehen von deren äussersten, unmittelbar unter der Cuticula liegenden Schichten, aus Cellulose, welche erst nach längerer Einwirkung von Chlorzinkjodlösung eine schwachblaue Färbung annimmt, zusammengesetzt. Der Inhalt derselben besteht aus einem dünnen Wandbeleg aus feinkörnigem Protoplasma, das einen kleinen Kern enthält und eine



oder mehrere mit Myriophyllin erfüllte Vacuolen umschliesst (Fig. 2).

Die Schleimbildung vollzieht sich in der nämlichen Weise wie bei allen zuvor betrachteten Pflanzen (Fig. 3). Es entsteht der Schleim zwischen Cuticula und Zellwand durch eine Umwandlung, welche die äussersten Membranschichten erfahren und bildet eine zwar auch sehr zähflüssige, aber dennoch nicht sehr widerstandsfähige Masse, denn er verschwindet sehr bald wieder, woher es kommt, dass er in den Höhlungen älterer Blätter nicht mehr nachzuweisen ist.

Die Entstehung der Schleimhaare lässt sich leicht bis zu ihren Anfängen verfolgen. Es gehen dieselben aus einer Zelle der die Höhlung auskleidenden Wand hervor, indem dieselbe ihre Aussenwand emporwölbt und nach und nach unter wiederholten Theilungen zu einem reich verästelten Gebilde heranwächst.

In den Höhlungen älterer Blätter bleiben diese Haargebilde noch lange Zeit erhalten, wenn auch der Schleim längst schon verschwunden ist. Wie es scheint, gehen sie erst dann zu Grunde, wenn das Blatt abstirbt.

#### *Salvinia natans* L.

Bei *Salvinia natans* tragen die jugendlichen Blätter, welche den Vegetationspunkt des Stammes umgeben, neben mit scharfer Spitze

versehenen, derbwandigen Haaren noch Schleimorgane. Es sind dies ebenfalls mehrzellige, unverzweigte Haargebilde, welche auf der Aussenwand der Epidermiszellen aufsitzen (Fig. 4). Die einzelnen Elemente derselben zeigen bei grosser Uebereinstimmung in ihrem äusseren Aussehen eine auffallende Verschiedenheit in dem Bau ihrer Wände. Diese sind zwar bei allen aus Cellulose aufgebaut, welche auf Jodbehandlung die bezeichnende Reaction gibt, aber bei näherer Betrachtung findet man, dass die Wand der untersten Zelle keine solche Derbheit besitzt wie diejenigen der übrigen. Dieser Umstand scheint für die nach der Schleimbildung stattfindende Abstossung des Haares von besonderer Bedeutung zu sein. Der Inhalt der einzelnen Zellen des Haares besteht in einem dünnen Wandbeleg aus Protoplasma, welches einen deutlichen Zellkern erkennen lässt und in einer oder mehreren Vacuolen, welche vollkommen mit Myriophyllin angefüllt sind.

Die Bildung des Schleimes erfolgt auch bei diesen Haargebilden zwischen der Cuticula und der Zellwand durch eine Umwandlung, welcher die äussersten Membranschichten unterworfen werden (Fig. 5).

Die Haare entwickeln sich aus den Epidermiszellen der jugendlichen Blätter, welche unter wiederholten Theilungen zu kürzeren oder längeren Schleimorganen sich entwickeln. Sobald diese ihren Zweck erfüllt haben, kommen sie zur Abstossung. Durch die unterste Zelle, die durch den Besitz besonders zart gebauter Wände vor den übrigen Elementen der Haare ausgezeichnet ist, wird dieser Vorgang wesentlich gefördert. Wenn daher das junge Blatt dem Abschluss seiner Entwicklung entgegengeht, so sind die sämtlichen Schleimorgane schon längst entfernt. Auf seiner Oberfläche gewahrt man nur noch jene mit scharfer Spitze versehenen, derbwandigen Haargebilde, welche offenbar als eine Waffe für die ausgewachsene Pflanze dienen.

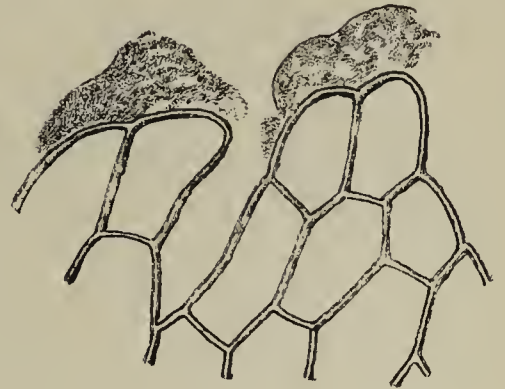
### *Selaginella Martensi* Sprg.

Die Gattung *Selaginella* hat man von den Lycopodiaceen abgetrennt, um sie mit der Gattung *Isoëtes* zu einer eignen Pflanzengruppe zu vereinigen. Alle hierher gehörigen Gewächse wurden von Sachs als Ligulaten bezeichnet, weil ihre Blätter auf der Oberseite in der Nähe des Grundes eine sog. Ligula besitzen, ein Gebilde, über dessen Bedeutung wir bis jetzt noch nicht näher unterrichtet waren. Es dient zur Bildung von Schleim. Es besteht aus einer Schuppe von etwa herzförmigem Umriss, die mit einem vielzelligen Gewebekörper,



dem Glossopodium, auf dem Blatte aufsitzt. In seinem oberen Theile geht es in eine einzige Schicht von Zellen über, welche in ihrem ganzen Verhalten eine grosse Uebereinstimmung mit den Elementen anderer Schleimorgane, besonders der Intravaginalschuppen zeigen.

Die Schleimbildung nimmt allem Anscheine nach einen sehr raschen Verlauf, da es nur mit vieler Mühe gelang, sie nachzuweisen. Die gebildeten Schleimmassen verschwinden offenbar schon in sehr kurzer Zeit, weil sie nur noch in geringen Spuren aufzufinden waren. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Ligula liegen bereits nähere Untersuchungen von einigen Forschern vor, wesshalb mir ein näheres Eingehen auf dieselbe an dieser Stelle wohl erspart bleiben kann. Nach Erfüllung ihres Zweckes geht die Ligula sehr bald verloren, da sie vermöge einer besonderen Einrichtung von der Pflanze abgestossen werden kann.



#### *Isoëtes lacustris* L.

Auch die Ligula auf den Blättern von *Isoëtes lacustris* muss als Schleim absonderndes Organ der Pflanze angesehen werden. Denn auf der Oberfläche derselben zieht sich eine mehr oder minder hohe Lage von Schleim hin, welche offenbar durch die Zellen dieses Organes aus den subcuticularen Schichten ihrer Wände gebildet worden sind.

Was die Bryophyten anbelangt, so ist auch bei dieser Pflanzengruppe die Schleimbildung eine sehr verbreitete Erscheinung, wie aus den Arbeiten von Leitgeb und Goebel sich ergibt. Erst kürzlich hat sich der zuletzt genannte Forscher hierüber mit folgenden Worten geäußert: „Wer die Entwicklung der foliosen Lebermoose kennt, weiss, dass die schleimabsondernden Drüsen (die theils wie bei *Frullania* am *Stylus auriculæ*, theils an anderen Stellen vorkommen) nur functioniren, so lange die Theile noch sehr jugendlich sind. Sie liefern den Schleim, welcher das zarte Gewebe des Vegetationspunktes und der jüngsten Blattorgane schützend überzieht, wie dies auch bei thallosen Lebermoosen geschieht; selbst bei Laubmoosen scheinen solche Schleimhaare vorzukommen (z. B. bei *Diphyscium*).“<sup>1)</sup>

Es konnte keineswegs in meiner Aufgabe liegen, die Verbreitung

1) Goebel, K., Archegoniatenstudien. 5. Die Blattbildung der Lebermoose und ihre biologische Bedeutung. Flora 1893, pag. 442.

der Schleimbildung innerhalb dieser Pflanzengruppe festzustellen. Ebenso wenig hätte ich es unternehmen dürfen, die Art und Weise ihres Auftretens bei den einzelnen Pflanzenformen näher zu untersuchen, um nicht über den engeren Rahmen dieser Arbeit hinauszugehen.

Unter den Thallophyten findet sich Schleimbildung hauptsächlich bei den Algen. Bei den Characeen tritt diese Erscheinung zuweilen sehr auffallend hervor, wie ich mich bei der Untersuchung von *Nitella cernua*, einer tropischen Form, welche Herr Prof. Goebel von seinen Reisen mitgebracht hat, überzeugen konnte. Diese Pflanze umgibt nämlich ihre Geschlechtsorgane besonders mit einer mächtigen Hülle von äusserst zähflüssigem Schleim. Auch bei unseren einheimischen Formen soll eine derartige Bildung von Schleim stattfinden.

Bei den Meeresalgen tritt die Schleimbildung in allgemeiner Verbreitung auf. Wie aus den Untersuchungen von Guignard<sup>1)</sup> hervorgeht, vollzieht sich bei den Laminarien dieser Vorgang im Innern der Pflanze. Die gebildeten Schleimmassen gelangen zur Einhüllung des Thallus an die Oberfläche derselben. Ferner kommt sie bei den Süsswasseralgen zwar nicht in allgemeiner, aber doch wenigstens in sehr grosser Verbreitung vor. Sie findet sich besonders bei den Conjugaten, Protococcoïdeen und Flagellaten. Es besitzen diese Organismen bekanntlich mehr oder minder mächtig entwickelte Gallertscheiden, deren Organisation Klebs<sup>2)</sup> einer näheren Untersuchung unterworfen hat.

Diese kurzen Andeutungen mögen zum Beweis für die Thatsache dienen, dass die Schleimbildung auch unter den Kryptogamen eine sehr grosse Verbreitung besitzt.

### Die Bildung des Schleimes.

Wenn wir die Ergebnisse der mitgetheilten Untersuchungen in Kürze zusammenfassen, so finden wir, dass die Schleimbildung unter den Wasser- und Sumpfpflanzen eine sehr weit verbreitete Erscheinung ist. (Es lässt sich wohl erwarten, dass sie auch noch bei anderen Gewächsen, welche ich nicht in den Kreis meiner Untersuchungen ziehen konnte, vorkommt. Ebenso dürfte es auch wohl kaum ausgeschlossen sein, dass sich ausser *Nelumbium speciosum* noch weitere Pflanzen finden lassen mögen, wo sie durch anderweitige Schutzvor-

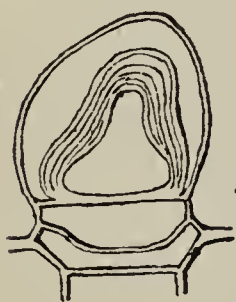
1) Guignard, L., Observations sur l'appareil mucifère des Laminariacées, Annales des sciences Botaniques. Tome XV. Paris 1892.

2) Klebs, Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Untersuchungen a. d. Tübinger Institut, II, 1886.



richtungen überflüssig geworden ist.) Sie geht von bestimmten Organen aus, welche bei der Verschiedenheit in ihrer äusseren Form doch eine sehr wesentliche Uebereinstimmung im Bau ihrer Elemente aufweisen. Diese besitzen in der Regel mehr oder minder dünne Wände, welche auf ihrer Aussenseite mit einer zarten Cuticula überzogen sind, so lange sie noch nicht in die Schleimbildung eingetreten sind. Dieselben zeigen zuweilen eine zarte Schichtung, welche deutlicher hervortritt, wenn man sie durch Essigsäure zur Quellung bringt. Ferner besitzen sie ein eigenthümliches Lichtbrechungsvermögen, woran sie leicht als Zellwände von Schleimorganen zu erkennen sind. Sie bestehen ihrer Hauptmasse nach aus Cellulose. Denn sie lösen sich unter Einwirkung von concentrirter Schwefelsäure sofort ohne Hinterlassung eines Rückstandes auf, ausserdem nehmen sie bei Behandlung mit Jodjodkalium und Schwefelsäure oder mit Chlorzinkjod eine tiefblaue Färbung an. Diese Reaction bleibt in vereinzelten Fällen, z. B. bei den Schleimdrüsen von *Utricularia vulgaris* aus, in anderen tritt sie dagegen wieder in vollem Umfange ein. In der Mehrzahl der Fälle entspricht jedoch die eintretende Färbung nicht ganz derjenigen, wie sie bei der Cellulosereaction in der Regel einzutreten pflegt. Anstatt eines violetten Farbentones tritt vielfach nur eine azurblaue Färbung der Zellwand ein. Dies hat seinen Grund darin, dass neben Cellulose noch andere Bestandtheile in der Zellmembran sich vorfinden. Es sind dies der Hauptsache nach Pectinstoffe, die neben anderen, später näher zu erörternden Eigenthümlichkeiten sich dadurch auszeichnen, dass ihre Gegenwart eine reichliche Aufspeicherung von gewissen Anilinfarben in den davon durchdrängten Zellwänden bedingt. Hieraus erklärt es sich denn auch, dass die Wände derjenigen Zellen, welche sich an dem Aufbau der Schleimorgane betheiligen, sich in Berührung mit einer wässerigen oder alkoholischen Lösung von Methylenblau ausserordentlich stark färben. In reinem Zustande, wie sie uns in Form von Schleim entgegenreten, nehmen die Pectinstoffe, über deren chemische Natur wir bis jetzt noch so gut wie gar nicht unterrichtet sind, bei Behandlung mit Chlorzinkjodlösung nur eine gelbe Färbung an. Da der Gehalt derselben von den innersten bis zu den äussersten Schichten der Zellwände zunimmt, so zeigen diese dementsprechend eine allmähliche Abnahme in der Intensität der Blaufärbung, welche durch dieses Reagens veranlasst wird. Es sind daher in der Regel die subcuticularen Membranschichten, sowohl vor, als auch nach ihrer Umwandlung in Schleim entweder völlig farblos oder färben sich höchstens schwach gelb, während die innersten eine tief azurblaue Farbe anzu-

nehmen pflegen. Auf diese Erscheinung hat bereits Hanstein<sup>1)</sup> hingewiesen, denn er hatte sie bei der Untersuchung der Schleimzotten bei *Rumex Patientia* ebenfalls beobachtet. Um einen näheren Einblick in diese Verhältnisse zu gewinnen, habe ich den Versuch gemacht, die Methoden, welche Mangin<sup>2)</sup> und Gilson<sup>3)</sup> zum Nachweis der Cellulose einerseits und der Pectinstoffe andererseits angegeben haben, für meine Untersuchungen nutzbar zu machen, allein der Erfolg entsprach nicht den gehegten Erwartungen. Denn es wollte mir nicht gelingen, bei Schleimhaaren von *Limnanthemum nymphaeoïdes*, welche auf Behandlung mit Chlorzinkjod einen schwachen Anflug einer blauvioletten Färbung zeigen, die Cellulose mit Kupferoxydammoniak aus den Zellwänden zu entfernen. Ebenso wenig war dies mit den Pectinstoffen, welche durch eine wässrige Lösung von oxalsaurem Ammon aufgelöst werden, der Fall. Nur schien es mir, als ob nach längerem Erhitzen der Schnitte in dieser Lösung die Reaction auf Cellulose deutlicher hervorgetreten wäre, was einer theilweisen Auflösung der Pectinstoffe zugeschrieben werden müsste. Es kann hiernach keinem Zweifel unterliegen, dass beiderlei Stoffe an dem Aufbau der Zellwand betheiligt sind. Dass aber die subcuticularen Membranschichten kurz vor ihrer Umwandlung in Schleim nur aus Pectinstoffen bestehen, geht unter Anderem auch aus deren Verhalten gegen concentrirter Essigsäure hervor. Durch deren Einwirkung werden dieselben nämlich binnen kürzester Zeit zerstört, so dass infolge dessen die Cuticula von der darunterliegenden Zellwand abgehoben



wird (Fig. 1). Bei nachträglicher Behandlung mit Chlorzinkjod beobachtet man, dass die zurückgebliebene Zellwand aus einer von Pectinstoffen durchsetzten Cellulose besteht, welche in ihrer azurblauen Färbung eine zarte Abstufung von ihren innersten bis zu ihren äussersten Schichten erkennen lässt.

Was den Inhalt der schleimbildenden Zellen betrifft, so zeigt derselbe trotz der äusseren Verschiedenheit in der Ausbildung der

1) Hanstein, l. c.

2) Mangin, Louis, Sur la présence des composés pectiques dans les végétaux, Bull. d. l. Soc. bot. de France T. 109, 1889, II, p. 579. — Mangin, Louis, Sur les réactifs colorants des substances fondamentales de la membrane, ib. 1890, II, T. 111, p. 120. — Mangin, Louis, Sur la substance intercellulaire, ib. T. 110, p. 295 (nach A. Zimmermann's Botanischer Mikrotechnik).

3) Gilson, E., La cristallisation de la cellulose et la composition chimique de la membrane cellulaire végétale. La Cellule t. IX, 2 fasc., p. 397—441. (Ref. i. d. Bot. Ztg. 1893, 20, p. 309—314.



Schleimorgane bei den einzelnen Wassergewächsen, doch eine wesentliche Uebereinstimmung in seinem Aufbau. Ein meist feinkörniges Protoplasma bildet einen dünnen Beleg an der Innenseite der Zellwand. Es enthält einen kleinen, in der Regel linsenförmig ausgebildeten Zellkern, welcher in der Mehrzahl der Fälle ohne besondere Schwierigkeiten aufzufinden ist. In seinem Inneren umschliesst es eine grössere oder mehrere kleinere Vacuolen. Von anderen Inhaltskörpern in diesen Zellen ist nur eines Secretes, welches zwar nicht in den Schleimorganen aller, aber doch immerhin in der meisten untersuchten Wassergewächse vorkommt, zu gedenken. Es geht aus der Thätigkeit des Protoplasmas hervor und sammelt sich in grösseren oder geringeren Massen in der Zelle an. Es bildet alsdann vielfach mehrere einzelne Ballen von unregelmässig kugelter Form. Zuweilen fliesst es aber auch zu grossen einheitlichen Ballen, welche unter Verdrängung der Vacuolen fast den ganzen Innenraum der Zelle erfüllen, zusammen (Fig. 2). Es hat dieser bei den Wassergewächsen sehr verbreitete Körper schon früher die Aufmerksamkeit verschiedener Forscher, wie Benjamin, Eichler und Vöchting auf sich gelenkt. Eine nähere Kenntniss desselben haben wir erst den neuesten Untersuchungen von M. Raciborski, welche vor kurzem in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft<sup>1)</sup> zur Veröffentlichung gekommen sind, zu verdanken.



Sowohl in ihrer Entstehung, als auch in ihrem Aussehen zeigen die Ballen dieses Secretes eine grosse Aehnlichkeit mit Gerbstoffvacuolen, mit denen sie auch in anderer Beziehung manche Uebereinstimmung zeigen. So theilen sie mit einander das Vermögen aus verdünnten Lösungen Methylenblau in reichlichen Mengen in sich aufzuspeichern. Ferner erfahren sie sowohl bei Einwirkung von Osmiumsäure, als auch bei Behandlung mit Eisensalzlösungen eine unzweideutige Schwärzung. Diesen Reactionen ist indessen kein besonderer Werth beizumessen. Denn aus dem Verhalten des Secretes bei Behandlung mit warmer concentrirter Eisenchloridlösung geht ohne weiteres hervor, dass in diesen Ballen weder ein eisenbläuender, noch ein eisengrünender Gerbstoff vorhanden ist. Bei Einwirkung dieses Reagens färbt sich nämlich dieser Körper niemals tiefschwarz, sondern nur braun.

Aus dem übereinstimmenden Verhalten, welches die Ballen im Inneren der Schleimhaare mit den zwischen Cuticula und Zellwand

1) M. Raciborski, l. c.

angesammelten Schleimmassen bei Einwirkung von Essigsäure gezeigt haben, hat Schrenk<sup>1)</sup> den Schluss gezogen, dass diese Ballen als Schleim zu betrachten seien, welcher im Inneren der Zellen entstünde und durch die Zellwand hindurch nach aussen trete. Für eine derartige Auffassung sprach namentlich die Speicherung von Picrin-Nigrosin durch das Secret, worin nach den Angaben von W. Gardiner und T. Ito<sup>2)</sup> ein besonders geeignetes Erkennungsmittel für Schleim zu erblicken sei. Dass man auch dieser Reaction ebenso wie so manchen anderen für diesen Zweck vorgeschlagenen kein besonderes Vertrauen entgegenbringen darf, beweist das merkwürdige Verhalten des Secretes einer grossen Anzahl anderer Reagentien gegenüber. In dieser Richtung hat bereits Vöchting eine Reihe von Beobachtungen gemacht, aus denen sich die Löslichkeit dieses Körpers in Alkohol, Glycerin und Kalilauge ergeben hat. Raciborski hat diese Untersuchungen noch auf eine grosse Reihe von anderen Substanzen ausgedehnt. Aus denselben ging hervor, dass er auch in Chloralhydrat, Ammoniak und Eisessig löslich ist, während er in concentrirter Salz-, Schwefel- und Salpetersäure keinerlei Veränderungen erleidet. Durch die Einwirkung dieser letztgenannten Flüssigkeiten nimmt er eine gelbe Farbe an, die unter gelindem Erwärmen in eine braune übergeht. Anilinsulfat und Kalinitrat verleihen ihm anfangs eine gelbe, später rothbraune Farbe. Bei Einwirkung von Diphenylamin und Schwefelsäure färbt er sich zuerst gelb, dann roth und zuletzt braun. Am bemerkenswerthesten ist aber die Erscheinung, welche das Secret unter Einwirkung von Vanillin und Coniferin, sowie von Salicyl-, Zimmt- und Anisaldehyd, Kreosol und Cuminol in Verbindung mit concentrirter Salzsäure zeigt. Es erhält dadurch eine kirschrothe Färbung, welche bekanntlich für die Gegenwart von Phloroglucin spricht. Es mag dahingestellt bleiben, ob das Secret mit diesem Glucosid in näherer oder entfernterer Beziehung steht. Nähere Aufschlüsse über die chemische Zusammensetzung desselben sind erst noch von der Zukunft zu erhoffen. Jedenfalls sprechen aber unsere seitherigen Erfahrungen für die wichtige Thatsache, dass wir in diesem Körper keinen Schleim vor uns haben, wie Schrenk seinerzeit angenommen hat.

Die an einer grossen Reihe von Wasserpflanzen ausgeführten Beobachtungen haben zu dem übereinstimmenden Ergebnisse geführt,

1) J. Schrenk, l. c.

2) W. Gardiner und T. Ito, on the structure of the mucilage-secreting cells of *Blechnum occidentale* L. and *Osmunda regalis* L. *Annals of Botany* I 1887/88.



dass bei der Verschiedenheit in der äusseren Form der Organe die Schleimbildung überall auf ein und dieselbe Art und Weise verläuft. Es löst sich an den hierzu bestimmten Zellen die Cuticula von der Zellwand ab, wodurch zwischen beiden ein Raum zur Ansammlung des gebildeten Schleimes entsteht. Letzterer besteht in einer mehr oder minder dichten und zähflüssigen Masse; er wird durch stark wirkende Säuren und Alkalien zerstört. Unter Einwirkung von Essigsäure geht er schon binnen kürzester Frist in Lösung. In Behandlung mit Jodjodkalium oder Chlorzinkjod nimmt er in der Regel nur eine gelbe Färbung an. Nur in ganz vereinzelt dastehenden Fällen ist eine Blaufärbung desselben wahrgenommen worden. Durch basisch essigsaures Bleioxyd entsteht eine Fällung in den Schleimmassen. Es bildet sich hierbei eine noch nicht näher bekannte Bleiverbindung, welche sich mit verdünnter Kaliumbichromatlösung in das gelbe Chromblei umsetzt. Diese Reaction hat sich zum Nachweis von Schleim in hervorragender Weise bewährt. Auf Einwirkung von salpetersaurem Quecksilberoxyd entsteht eine ähnliche Fällung, welche meines Wissens für diesen Zweck noch nicht weiter nutzbar gemacht worden ist.

Der Schleim hat die weitere Eigenschaft, gewisse Anilinfarbstoffe, wie Methylenblau, aus verdünnten Lösungen in reichlichen Mengen in sich aufzuspeichern. Es wird dies von Mangin als eine besondere Eigenthümlichkeit der Pectinstoffe bezeichnet. Es kann auch keinem Zweifel unterliegen, dass wir in dem Schleim, mit welchem die Wassergewächse ihre jungen Theile überziehen, einen derartigen Körper in mehr oder minder reinem Zustande vor uns haben. Es spricht hierfür der Umstand, dass er in einer Lösung von oxalsaurem Ammon, welche als ein ausschliessliches Lösungsmittel für Pectinstoffe gilt, ohne Hinterlassung des geringsten Rückstandes nach kurzer Dauer der Einwirkung aufgelöst wird.

Der Schleim besitzt nur eine sehr begrenzte Widerstandsfähigkeit gegen die verquellenden Wirkungen des Wassers. Indessen verhält er sich in dieser Beziehung bei den verschiedenen Wassergewächsen äusserst verschieden. So bildet er bei den meisten Nymphaeaceen eine sehr leicht verquellbare, bei den Gentianen und Polygonaceen dagegen eine gegen Wasser weit widerstandsfähigere Masse.

Die Bildung des Schleimes ist eine Streitfrage, welche, soweit sie sich auf die Pflanzenschleime überhaupt bezieht, seit einer Reihe von Jahrzehnten der Gegenstand vielseitiger Erörterungen gewesen ist. In Folge dessen liegt eine ausserordentlich umfangreiche Litteratur vor.

ratur hierüber vor, so dass an dieser Stelle auf ein näheres Eingehen auf dieselbe verzichtet werden muss. Was im Besonderen die Schleimbildung an den jungen Theilen der Wassergewächse angeht, so wurde auch diese Frage während dieser Zeit zu wiederholten Malen erörtert, ohne dass man dabei über denjenigen Standpunkt hinausgekommen wäre, welchen bereits der erste Forscher auf diesem interessanten Gebiete eingenommen hat. Es ist dies Joh. Hanstein<sup>1)</sup>, welcher im Jahre 1869 den Vorgang der Schleimbildung an den Schleimzotten einiger Polygonaceen in seinen Einzelheiten verfolgt hat. Er sagt hierüber Folgendes: Die Entstehung des Schleimes findet offenbar innerhalb der Zellmembran statt. Oft ist die Schleimbeule nicht allein nach aussen zu von einer scharf umschriebenen Cuticula umgeben, sondern auch gegen den Zellraum hindurch von einer wirklichen, von doppelter Linie gezeichneten Membran umgrenzt. Zuweilen aber auch verschwindet die innere Zellhautschicht gegen den Schleim und die Umgrenzung des Protoplasmas zu allmählich ohne scharfen Umriss. In anderen Fällen sieht man die Blasenbildung dadurch eingeleitet, dass die äussere Wand einer Zottenzelle sich durch feine Längsspalten in zwei Blätter zu theilen beginnt, die alsdann aus einander treten. Nimmt man hierzu den Umstand, dass bei Behandlung mit Chlorzinkjod zuweilen die innere Lage der aufquellenden Zellhaut bis zu einer scharfen Grenzlinie gebläuet wird, während die äussere Hälfte farblos bleibt, so erhellt eben, dass die schleimgebende Substanz, das „Collagen“, zunächst als eine mittlere Zone in der Wand auftritt.

Für die Richtigkeit seiner Auffassung sprechen vielerlei Gründe. Vor allem kann es bei ausgedehnteren Beobachtungen nicht leicht entgehen, dass die Haargebilde, welche bereits der Schleimbildung unterlagen, einen merkbaren Verlust an Wandmasse aufweisen, welche nur aus der Verquellung eines Theiles der Membranschichten zu erklären ist. Ferner spricht der Umstand, dass die schleimgebende Schicht, das Collagen, vor Eintritt der Verquellung durch Essigsäure zerstört werden kann, dafür, dass der Schleim bereits als vorgebildete Masse in der Zellwand vorhanden ist.

Dass der Schleim aus dem Inneren der Zelle stammen könne, ist neuerdings von Schrenk ebenfalls in Frage gezogen worden. Dieser Forscher hat einen Vergleich zwischen der Schleimbildung, welche er an den Schleimhaaren von *Brasenia peltata* näher unter-

---

1) Hanstein, l. c.



sucht hat, und jenen Vorgängen, die sich in Drüsenhaaren bei der Abscheidung des Secretes abspielen, gezogen. Obwohl de Bary in seiner vergleichenden Anatomie sich dahin äusserte, dass das Auftreten der Secrete zwischen Cuticula und Zellwand nicht im Sinne eines Durchganges grosser optisch definirbarer Massen durch die Membran gedeutet werden dürfte, so glaubte Schrenk in Bezug auf den Schleimbildungsvorgang dennoch gegentheiliger Ansicht sein zu müssen. Er sucht dies in folgender Weise zu begründen: „I venture to suggest that the hairs of *Brasenia* may form another exception. In the first place we do observe „large optically determinable masses“ in the interior of the hair which are similar to the secreted masses diminishing as the secretion — in the sac — increases, and which finally disappear. Moreover we have seen that by destroying the restrictive power of the enclosing protoplasm, we can cause the rapid passage of those masses through the cellulose of the wall; for we cannot well believe that in the very short time during which this passage is completed, a transformation of a portion of the cell wall into mucilage has taken place. As another proof for the direct passage of the mucilage through the wall must be considered the absence of any swelling or striation of the cellulose layer after the rupture of the sac and while the mucilage in the hair continues to diminish and disappear. We may therefore, assume that the increasing turgor inside of the hair forces the mucilage through the surrounding protoplasm and through the cellulose layer of the wall.“

Der Verfasser dieser Zeilen hat also das in der Zelle eingeschlossene Secret und den Inhalt der dieselbe umgebenden Schleimbeule auf ihr übereinstimmendes Verhalten gegenüber der Einwirkung von Essigsäure, sowie anderer Stoffe für ein und denselben Körper angesehen, während sie doch ihrer chemischen Zusammensetzung nach von einander grundverschieden sind. Dass das als „Myriophyllin“ bezeichnete Secret zur Schleimbildung in keiner engeren Beziehung steht, geht unter Anderm aus der Thatsache hervor, dass es sich z. B. bei *Nuphar luteum* auch in solchen Haargebilden, welche niemals zur Schleimbildung dienen, vorfindet. Andererseits gibt es aber auch Schleimorgane, in deren Zellen dieser Körper niemals gebildet wird. In Hinblick auf die bereits früher über die chemischen Eigenschaften des Schleimes einer- und des Secretes andererseits mitgetheilten Thatsachen werde ich es mir wohl ersparen können, weitere Beweise gegen die Richtigkeit der von Schrenk vertretenen Anschauungen zu erbringen.

Da die Vorstellungen, welche sich Schrenk über den Verlauf der Schleimbildung gebildet hatte, den thatsächlichen Verhältnissen nicht entsprechen, so bleibt die von Hanstein vertretene Auffassung dieses Vorganges vor der Hand noch zu Recht bestehen. Wenn demnach der Schleim aus der Umwandlung der subcuticularen Schichten der Zellwände hervorgeht, so muss derselbe in irgend einer Form schon vor dem Eintritt der Verquellung an Ort und Stelle sein. Dass dies thatsächlich der Fall ist, geht aus der Thatsache hervor, dass die subcuticularen Membranschichten eines noch nicht zur Schleimbildung übergegangenen Haares durch Essigsäure zerstört werden können. Es tritt nun an uns die auch bereits von Hanstein aufgeworfene Frage heran, ob die Masse dieser schleimgebenden Schichten schon als solche in der Zellwand abgelagert worden ist oder aber erst aus der Umwandlung von Cellulose hervorgeht. Da diese Frage zu eng mit den molecularen Vorgängen beim Wachsthum der Zellwände zusammenhängt, so begegnet deren Beantwortung sehr grossen, ja unüberwindlichen Schwierigkeiten. Nach der Auffassung von Walliczek<sup>1)</sup> (dem übrigens die Angaben über die Schleimbildung bei Wasserpflanzen ganz unbekannt geblieben sind), würde der Schleim thatsächlich als solcher in der Zellwand abgelagert und unter Zutritt von Wasser aus dem zuvor festen in den zähflüssigen Zustand übergehen. Wie bei allen derartigen Fragen lässt sich auch bei dieser ein unmittelbarer Beweis vom Gegentheil nicht erbringen, sondern höchstens einige Thatsachen sammeln, welche für oder gegen eine solche Auffassung sprechen. Man sollte eigentlich annehmen, dass es an der Hand der Entwicklungsgeschichte möglich sein müsste, das Auftreten der Schleimschicht in der im Wachsthum begriffenen Zellwand in seinen Anfängen festzustellen. Es würde indessen dadurch ebenso wenig eine sichere Handhabe zur Entscheidung dieser Frage gewonnen, da sich auch auf diesem Wege nicht ermitteln lassen wird, ob auf der gefundenen Entwicklungsstufe des Haares das Auftreten der später verschleimenden Membranschichten durch einen Vorgang der einen oder der anderen Art bedingt ist. Nur ein einziges Moment scheint mir für die Entscheidung dieser Frage von besonderer Bedeutung zu sein. Es spricht dafür, dass der Schleim aus der Umwandlung von Cellulose hervorgeht. In der Regel färbt sich derselbe in Behandlung mit

---

1) H. Walliczek, Studien über die Membranschleime vegetativer Organe. Pringsheims Jahrbücher f. wissenschaftliche Botanik Bd. XXV, Heft 2, p. 209—277.



Chlorzinkjodlösung nur gelb. In ganz vereinzeltten Fällen ist jedoch auch eine Bläuung desselben durch die Einwirkung dieses Reagens beobachtet worden. Eine derartige Wahrnehmung hat z. B. Hanstein an dem Schleim, welcher von den Schleimzotten von *Rumex Patientia* gebildet wird, in einem einzigen Falle gemacht. Bei der Untersuchung des Schleimes von *Limnanthemum nymphaeoïdes* habe ich diese Erscheinung ebenfalls ein einziges Mal wahrgenommen. Ich kann mir das Zustandekommen derselben nicht anders erklären, als dass bei der Bildung dieser Schleimmassen eine unvollständige Umwandlung von Cellulose in Pectinstoffe stattgefunden hat. Aus dem gleichzeitigen Vorhandensein dieser beiden Stoffe in dem Schleim erklärt sich das Auftreten jener prachtvollen azurblauen Färbung, welches die Behandlung desselben mit Chlorzinkjodlösung zur Folge hatte.

### Die Bedeutung des Schleimes für das Leben der Pflanze.

Es ist in der jüngsten Zeit mehrfach die Frage nach der Bedeutung des Schleimes für das Leben der Wassergewächse erörtert worden. Stahl<sup>1)</sup> glaubte den Zweck desselben in dem Schutz der jungen Pflanzentheile vor den Angriffen von Thieren erblicken zu sollen, während er seine angebliche Bedeutung als Regulator der Wasserabgabe solange noch in Zweifel ziehen möchte, als nicht beweiskräftige Versuche hierüber vorliegen. Dagegen sieht Goebel<sup>2)</sup> aber gerade die hervorragendste Aufgabe des Schleimes in seiner Eigenschaft, eine äusserst langsam verlaufende Wasserverschiebung in seinem Inneren zu ermöglichen. In seinen Pflanzenbiologischen Schilderungen hat er eine Reihe von Versuchen mitgetheilt, durch welche er zu beweisen versuchte, dass Schleim in Form von Agar-Agargallerte nur äusserst langsam von Salz- und Farbstofflösungen durchdrungen werden kann. Er zog hieraus den Schluss, dass auch der Schleim auf den jungen Theilen der Wassergewächse als ein Mittel zum Schutz derselben vor der unmittelbaren Berührung mit dem nassen Elemente betrachtet werden muss. Zur Verhinderung von Thierfrass und Algenbesiedelung kann nach seiner Ansicht der Schleim wohl das Seinige beitragen, allein seine Rolle in dieser Beziehung kann nur eine untergeordnete sein.

Diese Ansicht wurde von manchen Seiten als ungenügend begründet erachtet. Namentlich hat Schenck<sup>3)</sup> Einwände gegen Goebel's

1) Stahl, Pflanzen und Schnecken (Jena 1888) pag. 180.

2) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen II. Bd., 2. Hlfte., p. 232 ff.

3) Schenck, H., Bot. Ztg. 1893, Nr. 24, pag. 375.

Beweisführung erhoben und sich zu Stahl's Auffassung von der Bedeutung des Schleimes als Schutzmittel gegen den Angriff von Thieren und die Besiedelung durch Pflanzen bekannt, ohne für diese Auffassung Gründe beizubringen und ohne Beachtung der von Goebel gegebenen Hinweise auf das Verhalten der Wurzelhaare, der Samen mancher Wasserpflanzen, vieler Algen und Wasserthiere.

Zur Entscheidung darüber, welche von den beiden geäusserten Auffassungen mehr Berechtigung für sich in Anspruch nehmen kann, sind über die Verbreitung der Schleimbildung, sowie über die verschiedene Art und Weise ihres Auftretens umfassendere Untersuchungen nothwendig, als sie bis dahin hierüber vorlagen. Denn es lässt sich von vornherein erwarten, dass sich hierbei wohl nähere Beziehungen zwischen Knospenbau und Schleimbildung finden lassen würden. Unter Umständen konnten dieselben mancherlei Anhaltspunkte für die Entscheidung der vorliegenden Fragen bieten. Es hat sich nun bei den hierüber angestellten Untersuchungen ergeben, dass nur bei verhältnissmässig wenigen Pflanzen, die noch zuvor in der Knospe eingeschlossenen Blätter und Blüthen bei ihrer Entfaltung noch mit Schleimüberzügen bedeckt sind. Hierzu gehören vor allem die beiden Vertreter der Familie der Nymphaeaceae-Calombeae, deren Knospen in ihrem Aufbau die Eigenthümlichkeit aufweisen, dass die einzelnen Bestandtheile derselben in freier Stellung um den Vegetationspunkt herum angeordnet sind. Die Entwicklung dieser Organe vollzieht sich also nicht unter dem Schutze solcher Gebilde, wie sie die Knospen bei der Mehrzahl der übrigen Wassergewächse zu diesem Zwecke besitzen. Die neugebildeten Pflanzentheile treten daher schon sehr frühzeitig aus der offenen Knospe hervor. Da deren Entwicklung in ihrem ganzen Verlaufe von der Schleimbildung begleitet ist, so sind dieselben noch mit einem Schleimüberzug bedeckt, wenn sie schon um ein beträchtliches Stück zwischen den übrigen Bestandtheilen der Knospe hervorragen. Nur in einem solchen Falle wäre es denkbar, dass sie einem Angriff von Thieren oder einer Besiedelung durch Pflanzen, welche allenfalls durch die vorhandenen Schleimüberzüge verhindert werden könnte, ausgesetzt sein dürfte. Bei den Utricularien und Myriophyllen, welche auch bei dem Aufbau ihrer Knospen keine besonderen Einrichtungen zum Schutz ihrer jungen Blätter und Blüthen treffen, liegen die Verhältnisse insofern schon wesentlich anders, als der Vegetationspunkt mit seinen jüngsten Blattanlagen von den älteren muschelartig geformten Knospentheilen fest umschlossen wird. Da namentlich die Winterknospen dieser Pflanzen auf ihrer Oberfläche mit einer mächtigen



Schleimschicht bedeckt sind, so wäre es auch in diesem Falle nicht als ausgeschlossen zu betrachten, dass sie dadurch von dem Angriff von Thieren oder vor der Besiedelung durch Pflanzen geschützt werden.

Der geringen Anzahl von Pflanzen, welche in ihrem Knospenbau solch einfache Verhältnisse aufweisen, wie sie soeben dargelegt worden sind, treten diejenigen Wassergewächse gegenüber, bei denen zum Zustandekommen eines festen Zusammenschlusses ihrer jungen Theile innerhalb der Knospe die Ausbildung der verschiedenartigsten Nebenorgane herangezogen wird. Ich erinnere hier nur an die Entwicklung von Stipulargebilden bei den Nymphaeaceen, an die Verbreiterung des Blattgrundes zu einer stengelumfassenden Scheide bei den Ranunceln und Gentianen, an die Entstehung einer Tute durch Verwachsung von Nebenblättern mit dem Blattstiel bei den Polygoneen u. s. w. Einrichtungen, durch deren Mitwirkung an dem Aufbau der Knospe an und für sich schon ein Angriff von Thieren auf die jungen Theile der betreffenden Pflanzen oder eine Besiedelung derselben durch Algen fast gänzlich ausgeschlossen erscheint. Zur Erreichung dieses Zweckes dürfte die Mitwirkung des Schleimes in solchen Fällen kaum in Betracht kommen, denn die Bildung desselben vollzieht sich schon zu einer Zeit, wo die jungen Theile der Pflanze noch in der Knospe eingeschlossen zu sein pflegen. Sie hat alsdann meistens in demjenigen Theile der letzteren, wo die Blätter und die Blüthen am Abschluss ihrer Entwicklung angelangt sind, ihr Ende längst erreicht. Die vorhandenen Schleimmassen verschwinden alsdann in der Regel, sobald die beginnende Entfaltung dieser Organe den Zutritt des Wassers zu demselben gestattet. Zur Beobachtung dieser Erscheinung bieten z. B. *Limnanthemum nymphaeoïdes*, *Potamogeton natans* und *rufescens*, sowie *Vallisneria spiralis* die beste Gelegenheit. In demjenigen Entwicklungszustande, in welchem beispielsweise eine Besiedelung durch Algen stattfinden könnte, besitzen die jungen Blätter und Blüthen dieser Gewächse ihre Schleimüberzüge in der Regel nicht mehr. Auf Grund dieser Wahrnehmungen erscheint wohl die Annahme gerechtfertigt, dass die Bedeutung des Schleimes als Schutzmittel der Pflanzen gegen den Angriff von Thieren und gegen die Besiedelung durch Algen nur eine untergeordnete sein kann.

Aber nicht nur auf indirectem, sondern auch auf directem Wege lässt sich der Beweis erbringen, dass sich dies so verhält. Was zunächst die Bedeutung des Schleimes zum Schutz der Wasserpflanzen gegen Thierfrass betrifft, so hat sich bei der Untersuchung der Winterknospen von *Elodea canadensis* herausgestellt, dass trotz des Schleimes der

darin eingeschlossene Vegetationspunkt in vielen Fällen durch kleine Thiere zerfressen war. Eine ähnliche Beobachtung hat Raciborski an *Nuphar advena*, welche in den zusammengerollten Hälften ihres Blattes neben einer reichen Flora von Bakterien eine Unzahl von Anguillulen beherbergte,<sup>1)</sup> gemacht.

Was die Besiedelung der jungen Pflanzentheile durch Algen anbelangt, so dürfte dieselbe durch die Bildung des Schleimes wohl kaum verhindert werden können. Denn durch die Untersuchungen von Reinke<sup>2)</sup> und Merker<sup>3)</sup> ist festgestellt worden, dass die Schleimkanäle in dem Stamm von *Gunnera macrophylla* die Niststätte für den einwandernden *Nostoc Gunnerae* bildet. In gleicher Weise ergreift auch der *Nostoc Azollae* von den schleimerfüllten Höhlen des Blattes von *Azolla caroliniana* und *Azolla filiculoides* Besitz. Nach der von Stahl vertretenen Ansicht wäre eher das Gegentheil zu erwarten.

Dass die Bedeutung des Schleimes darin zu suchen ist, die unmittelbare Berührung der jungen Pflanzentheile mit Wasser so lange zu verhüten, bis die Cuticularbildung den nöthigen Schutz vor dessen Eindringen in die jungen Zellen zu gewähren vermag, hat Goebel durch eine Reihe von Versuchen, welche er mit Schleim in Form von Agar-Agargallerte angestellt hat, wahrscheinlich zu machen gesucht.

Um in dieser Frage zu unanfechtbareren Ergebnissen zu kommen, habe ich meine Versuche mit Hilfe der mir zur Gebote stehenden Methoden an den Pflanzen selbst vorgenommen. Es war daher nothwendig, der Flüssigkeit, in welcher sie sich befanden, eine derartige Zusammensetzung, welche ihr Vordringen in den Schleim zu verfolgen gestatten würde, zu geben. Dies konnte zunächst durch Zusatz eines Farbstoffes, welcher aus sehr verdünnten Lösungen durch den Schleim in reichlicher Menge gespeichert wird, geschehen. Zu diesem Zwecke schien sich das von Pfeffer zur Lebendfärbung verwendete Methylenblau in wässriger Lösung am besten zu eignen. An Knospen von *Limnanthemum nymphaeoides*, welche bisher in Alkohol aufbewahrt und zur Entziehung des letzteren auf einige Zeit in Wasser gelegt worden waren, wurde diese Versuchsanstellung auf ihre Brauchbarkeit geprüft. Durch den hierbei erzielten Erfolg wurde meine Erwartung noch weit übertroffen, da der durch Alkohol fixirte Schleim eine

1) Nach einer mündlichen Mittheilung des Herrn Raciborski.

2) Reinke, Untersuchungen über die Morphologie der Vegetationsorgane von Gunera. Morphologische Abhandlungen. Leipzig 1873.

3) Merker, *Gunnera macrophylla* Bl. Flora 1889, pag. 227 u. ff.



Speicherung des Farbstoffes nur an denjenigen Stellen erkennen liess, welche mit der Lösung sich in unmittelbarer Berührung befanden. Ein tieferes Eindringen derselben in die äusserst zähflüssige Masse hatte selbst nach 3—4 tägiger Versuchsdauer nicht stattgefunden.

Zu dem nämlichen Ergebniss führten auch die Versuche mit lebenden Pflanzen. Bei der Beschreibung derselben beschränke ich mich wohl der Einfachheit halber auf die Wiedergabe meiner Aufzeichnungen, welche ich mir über jeden einzelnen Versuch gemacht habe.

### *Limnanthemum nymphaeoides.*

#### I. Versuch.

Eine Pflanze wurde auf 24 Stunden in eine Lösung von Methylenblau in Wasser gebracht. Bei der Untersuchung ergab sich, dass die Knospe soeben im Begriff stand, die Scheide des sie umschliessenden Blattes zu öffnen. Auf dem Querschnitt durch den oberen Theil derselben zeigte sich, dass die Schleimmassen nur da den Farbstoff gespeichert hatten, wo sie mit ihm in unmittelbarer Berührung standen. Im unteren Theile der Knospe hatte die Farbstofflösung keinen Zutritt zu den Schleimmassen gefunden, wesshalb hier von einer Färbung derselben nichts zu bemerken war.

#### II. Versuch.

Zugleich mit dieser wurde noch eine andere Pflanze in dieselbe Farbstofflösung gebracht. Ihre Untersuchung wurde erst nach  $3 \times 24$  Stunden vorgenommen. Nach Entfernung der ausgewachsenen Blätter, an denen kein Schleim mehr aufzufinden war, zeigte die Knospe, welche noch vollends in der Scheide des sie umschliessenden Blattes eingehüllt war, auch nur eine Färbung des Schleimes an denjenigen Stellen, wo die Farbstofflösung ungehindert zutreten konnte. Ein tieferes Eindringen derselben in den Schleim war nicht zu beobachten.

#### III. Versuch.

Weiterhin wurde noch eine junge Pflanze, die  $6 \times 24$  Stunden in einer verdünnten Methylenblaulösung verweilt hatte, untersucht. Die Knospe war durch den scheidenartig verbreiterten Grund eines Blattes vollkommen eingeschlossen. Eine Färbung der vorhandenen Schleimmassen war nur an derjenigen Stelle, wo die Farbstofflösung unmittelbar hinzutreten konnte, zu beobachten.

*Vallisneria spiralis.*

## I. Versuch.

Eine ältere Pflanze wurde auf die Dauer von 24 Stunden in eine wässrige Lösung von Methylenblau gebracht. Bei ihrer Untersuchung zeigte sich, dass eine Färbung des Schleimes nur in demjenigen Theile der Knospe zu beobachten war, zu welchem die Lösung zutreten konnte.

## II. Versuch.

Zur gleichen Zeit wurde eine andere Pflanze in eine Lösung von derselben Zusammensetzung eingesetzt, aber erst nach Ablauf von  $3 \times 24$  Stunden der Untersuchung unterworfen. Der Erfolg war der nämliche.

## III. Versuch.

Auch nach Verweilen von  $6 \times 24$  Stunden liess sich kein tieferes Eindringen der Farbstofflösung in das Innere der Knospe beobachten.

Gegen das in den bisherigen Versuchen angewandte Verfahren liesse sich vielleicht einwenden, dass an den oberflächlich gelegenen Schichten des Schleimes die einzelnen Theilchen des Farbstoffes bei ihrem Eindringen festgehalten werden, während die entfärbte Flüssigkeit unbemerkt nach innen vorzudringen vermag. Um einem derartigen Einwurf zu begegnen, schien es mir geboten, die Versuchspflanzen in eine Lösung eines für diese unschädlichen Salzes, welches beim Zusammentreten mit einem anderen Körper eine leicht ausführbare Reaction gibt, zu bringen. Durch die Ermittlungen, welche von einer Reihe von Forschern über die Wege des Transpirationsstromes gemacht worden sind, haben wir einige Methoden kennen gelernt, wodurch die Wanderung des durch die Wurzeln aufgenommenen Wassers im Inneren der Pflanzen verfolgt werden kann. Dieselben beruhen grösstentheils auf der Anwendung von Eisensalzen. Nach dem Vorgange mancher Forscher das leicht zersetzbare Eisenchlorid für meine Versuche zu verwenden, um mit Ferrocyankalium die Bildung von Berliner Blau zu veranlassen, schien mir um deswillen nicht geboten, da dieses Eisensalz nicht im Stande sein soll, die Zellwände zu durchdringen. Ich benutzte daher die von Bokorny<sup>1)</sup> vorgeschlagene Lösung von Eisenvitriol in Wasser im Verhältniss von 1:500 oder 1:1000, welche in das Innere der Zelle vorzudringen im Stande ist, ohne dass dadurch eine Störung in den Lebensvorgängen

1) Th. Bokorny, Die Wege des Transpirationsstromes in der Pflanze. Pringsheim's Jahrbuch Bd. XXI (1890) pag. 472.



der Versuchspflanze hervorgerufen würde. Bei Anwendung dieses Verfahrens lässt sich von vornherein erwarten, dass der Schleim, falls auch er ebenso wie die Zellwand für eine derartige Eisensalzlösung durchdringbar ist, eine etwa stattfindende Wasserverschiebung durch die Bildung von Turnbull's Blau bei Zusatz von Ferridcyankaliumlösung, welche mit etwas Salzsäure zuvor angesäuert worden ist, erkennen lassen müsste. Auch diese Methode wurde an Knospen von *Limnanthemum nymphaeoides*, welche bis zu ihrer Verwendung in Alkohol aufbewahrt und zur Entziehung desselben auf längere Zeit in Wasser gelegt worden waren, auf ihre Brauchbarkeit geprüft, wobei sich herausstellte, dass der Eisenvitriol einer sehr raschen Zersetzung unterliegt. Es ist daher nothwendig, die angewandte Lösung in kurzen Zeiträumen wieder auf ihren Gehalt zu prüfen und nach Bedarf für deren Erneuerung zu sorgen. Die für die Versuche verwendeten Gefässe wurden bis zum Rande mit der Eisenvitriollösung angefüllt und gehörig verschlossen, um den unmittelbaren Zutritt der atmosphärischen Luft zu verhindern.

Auch an dieser Stelle beschränke ich mich nur auf die einfache Wiedergabe meiner Aufzeichnungen über die von mir angestellten Versuche.

### *Limnanthemum nymphaeoides.*

#### I. Versuch.

Eine junge Pflanze wurde auf 24 Stunden in eine Lösung von Eisenvitriol in Wasser (1 : 500) gebracht. Sie besass bereits mehrere vollkommen ausgewachsene Blätter ausser demjenigen, welches mit seinem verbreiterten Grunde eine Scheide um die Knospe bildete. Die mikroskopische Untersuchung der Pflanze zeigte auf dem Querschnitt der Knospe auf Zusatz von angesäuerter Ferridcyankaliumlösung nur an denjenigen Stellen, wo eine unmittelbare Berührung mit der Eisensulfatlösung stattgefunden hatte, die Bildung von Turnbull's Blau.

#### II. Versuch.

Eine austreibende Pflanze, deren Knospe von der Scheide eines Blattes vollkommen eingeschlossen war, wurde untersucht, nachdem sie dreimal 24 Stunden in der Eisenvitriollösung gelegen hatte. Es stellte sich auch hierbei heraus, dass ein tieferes Eindringen in die vorhandenen Schleimmassen nicht stattgefunden hatte.

#### III. Versuch.

Dasselbe Ergebniss hatte ein Versuch mit einer anderen Pflanze von gleicher Beschaffenheit nach sechsmal 24 Stunden.

*Vallisneria spiralis.*

## I. Versuch.

Auch bei dieser Pflanze fand nach 24stündigem Verweilen in einer Eisensulfatlösung eine Bildung von Turnbull's Blau auf Zusatz von Ferridcyankalium nur in den im äusseren Theil der Knospe befindlichen Schleimmassen statt. Weiter in das Innere der Knospe war die Lösung nicht vorgedrungen.

## II. Versuch.

Die Untersuchung einer Pflanze, welche dreimal 24 Stunden in der Eisensalzlösung sich befunden hatte, ergab nur in den oberflächlich gelegenen Schichten des Schleimes eine blaue Färbung auf Zusatz von angesäuertem Ferridcyankalium.

## III. Versuch.

Dasselbe Ergebniss hatte der Versuch mit einer Pflanze, welche auf die Dauer von sechsmal 24 Stunden in der Lösung verweilt hatte.

---

Wenn wir in Kürze die Ergebnisse dieser Versuche zusammenfassen, so kommen wir zu dem Schluss, dass der Schleim, welcher die jungen Theile der Wassergewächse umhüllt, kein Eindringen von Wasser in das Innere der Knospe gestattet. Es dürfte daher der Zweck desselben in dem Schutz der jugendlichen Pflanzenorgane gegen die unmittelbare Berührung des Wassers zu suchen sein. Es ist ja eine bekannte Thatsache, dass die Wasserpflanzen sich mit wenigen Ausnahmen vor den Landpflanzen durch den Besitz einer von einer dünnen Cuticula überzogenen Epidermis auszeichnen. Zwischen der Entwicklung derselben und der Schleimbildung dürfte aller Wahrscheinlichkeit nach eine Wechselbeziehung aufzufinden sein. Die jungen Pflanzentheile umgeben sich nur während ihrer Entwicklung mit Schleim, also offenbar nur so lange, bis ihre Epidermis in ihrer Ausbildung so weit vorgeschritten ist, dass sie ihnen den nöthigen Schutz vor dem Eindringen des Wassers in die noch zarten Gewebe zu gewähren vermag. Für das Bestehen einer Wechselbeziehung zwischen Oberhautentwicklung und Schleimbildung spricht die Art und Weise, wie diese Erscheinungen bei den verschiedenen Wassergewächsen auftreten. Pflanzen von zartem Bau, wie *Brasenia peltata*, *Limnanthemum nymphaeoïdes*, *Polygonum amphibium*, behalten ihre Schleimüberzüge so lange, bis die jungen Organe am Abschluss ihrer Entwicklung nahezu angelangt sind, während solche von derbem Bau, wie *Potamogeton natans*, *Zostera marina*, *Victoria regia* u. a. m., sie



schon sehr frühzeitig verlieren. Ein bis jetzt wohl ganz einzig dastehendes Beispiel für die Folgerichtigkeit, mit welcher das Ausbleiben der einen Erscheinung das Eintreten der anderen bedingt, ist *Nelumbium speciosum*, dessen Blätter wegen der eigenthümlichen Beschaffenheit ihrer Oberfläche keine Benetzung mit Wasser zulassen. Da in diesem Falle die Ausbildung der cuticularen Verdickungen auf der Aussenseite der Epidermiszellen schon im frühesten Jugendzustande der Blätter beginnt, so unterbleibt bei dieser Pflanze die Schleimbildung, welche bei allen übrigen Nymphaeaceen ausnahmslos offenbar deshalb anzutreffen ist, weil diesen der Besitz einer solch' mächtigen Cuticularbildung abgeht. Diese Verhältnisse lassen uns also erkennen, dass — gemäss der von Goebel vertretenen Anschauung — die Schleimbildung kaum einen anderen Zweck haben kann, als den unmittelbaren Zutritt des Wassers zu den jungen Pflanzentheilen so lange zu verhindern, bis diese in der Ausbildung ihres Oberhautgewebes so weit vorgeschritten sind, dass sie des Schleimes zu ihrem Schutze nicht mehr bedürfen. Durch den Verlauf ihrer Entwicklung mag es wohl bedingt werden, dass unter den verschiedenen Wassergewächsen diejenigen von derbem Bau schon zu früherer Zeit ihre Schleimbildung einstellen als solche, welche einen sehr zarten Bau aufweisen.

### Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die im Vorstehenden mitgetheilten Untersuchungen haben zu folgenden Ergebnissen geführt:

1. Die Bildung von Schleimüberzügen auf den noch in ihrer Entwicklung begriffenen Theilen ist eine bei den Wassergewächsen allgemein verbreitete Erscheinung.
2. Die Organe, welche zu diesem Zwecke dienen, sind bei den einzelnen hier in Betracht gezogenen Pflanzengruppen in den mannigfaltigsten Formen ausgebildet. Sie sind sammt und sonders trichomatischer Natur, denn sie besitzen die Gestalt von Haaren, Zotten, Schuppen u. s. f.
3. Die Bildung des Schleimes geschieht auf Kosten der Zellwand, deren äusserste Schichten zu diesem Zweck einer Umwandlung unterworfen werden. Es sammeln sich daher die gebildeten Schleimmassen stets zwischen der Cuticula und der Zellwand an. Die im Inneren mancher Schleimorgane vorkommenden Ballen eines bis jetzt noch nicht näher erforschten Inhaltsstoffes

(Raciborski's Myriophyllin) stehen mit diesem Vorgang in keiner näheren Beziehung.

4. Der Schleim ist als Schutzmittel der jungen Pflanzentheile gegen die unmittelbare Berührung mit Wasser anzusehen. Er erweist sich für Lösungen gewisser Salze und Farbstoffe in Wasser völlig undurchlässig, so lange er noch nicht in Verquellung begriffen ist. Er wird wahrscheinlich von der Pflanze nur so lange gebildet, bis die Entwicklung des Epidermalgewebes sowie der Cuticula so weit vorgeschritten ist, bis diese seine Aufgabe übernehmen können. Seine Rolle als Schutzmittel vor Thierfrass und Algenbesiedelung kann nur von untergeordneter Bedeutung sein.
-



# Physiologische Studien über den Hopfen.

Von

Dr. Johannes Behrens.

Die im Nachfolgenden mitzutheilenden Versuche und Beobachtungen wurden, soweit lebende Pflanzen dabei in Frage kommen, bis auf die wenigen Ausnahmen, welche jedesmal besonders erwähnt werden, an normalen, im freien Lande stehenden Hopfenpflanzen einer im Jahre 1888 gemachten Culturanlage der landwirthschaftlich-botanischen Versuchsanstalt zu Karlsruhe hauptsächlich während der Vegetationsperiode 1893 angestellt. Dieselbe ist eine niedere Hermann'sche Drahtanlage, bei der die Hopfensprosse an schräg gespannten Bindfäden bis zu dem 2 m über dem Boden befindlichen Horizontaldraht emporwinden, an den sie dann angeleitet werden müssen. Ausserdem kommen noch ein Hopfenstock, der an den im Abstände von 0,3 m vertikal gespannten Bindfäden einer von Norden nach Süden gerichteten Schlingpflanzenanlage rankte, und andere, die an einem von Osten nach Westen verlaufenden Drahtzaun kletterten, in Betracht. Die dort gepflanzten Sorten sind Spalter, Schwetzingen und Auschaer Grün-Hopfen, deren Uebereinstimmung mit wildem Waldhopfen ausserdem noch festgestellt wurde. Ebenso sind die gelegentlich erwähnten Versuche, welche andere Arten betreffen, mit Freilandpflanzen am natürlichen Standort angestellt.

Die Zahl der Arbeiten, welche sich mit der Physiologie der Hopfenpflanze beschäftigen, ist nur gering. Sieht man von Fleischmann<sup>1)</sup>, der die Transpiration der Hopfenblätter im gesunden und kranken Zustande zum Gegenstand seiner Untersuchung machte, ab, so ist es hauptsächlich die Windebewegung des Hopfens, welche in der weitläufigen Litteratur über das Winden der Pflanzen von Mohl und Palm an vielfach behandelt wurde. Das Längenwachsthum des Hopfens hat Sachs<sup>2)</sup> zum Gegenstande seines Studiums gemacht und am

---

1) W. Fleischmann, Untersuchungen über den Hopfen. Die landw. Versuchsstationen, IX, 1867, S. 337 ff.

2) Sachs, Ueber den Einfluss der Lufttemperatur und des Tageslichts auf die stündlichen und täglichen Aenderungen des Längenwachsthums (Streckung) der Internodien. Arbeiten des bot. Instituts Würzburg, 1872, I, S. 99 ff., insbesondere S. 129 ff. und 178 ff. Gesammelte Abhandlungen, II, 1893, S. 709 und 757

gleichen Orte auch die früheren Beobachtungen Hartings reproduziert, und kritisch beleuchtet. Sachs hat sich überhaupt des Hopfens häufiger als Versuchspflanze bedient, so bei seinen Untersuchungen „über den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane“<sup>1)</sup> und in dem Aufsatz: Ein Beitrag zur Ernährungsthätigkeit der Blätter.“<sup>2)</sup>

Bezüglich der Chemie des Hopfens, speziell der technisch wichtigen Blütenstände, sei neben der im folgenden noch öfter zu erwähnenden Dissertation Greshoff's<sup>3)</sup> insbesondere auf die neueste Arbeit von Brown und Morris<sup>4)</sup> hingewiesen.

Weitere Litteratur über die spezielle Physiologie des Hopfens wird im Verlauf der Darstellung gelegentlich angeführt werden.

Die im Nachfolgenden mitzutheilenden Untersuchungen werden übrigens fortgeführt und vervollständigt und die Resultate seinerzeit mitgetheilt werden.

## I. Das Rhizom des Hopfens.

Von den oberirdischen Sprossen des Hopfens unterscheiden sich die unterirdischen schon beim ersten Anblick nicht nur durch ihre Färbung, den Mangel der Laubblätter und die Bewurzelung, sondern vor allem auch durch ihre weit grössere Dicke und fleischige Consistenz, welche sie als Reservestoffbehälter charakterisiert. Die Internodien des Rhizoms sind gegenüber denen der Laubsprosse stark verkürzt; in seinen Verzweignungsverhältnissen gleicht es im übrigen den letzteren vollständig; seine Aeste setzen sich direkt in Laubsprosse fort.

Wir gehen aus von den kegelförmigen Winterknospen des Rhizoms, welche in alternirenden zweigliedrigen Wirteln der Blattstellung entsprechend angeordnet sind. Ihre Grösse ist sehr verschieden; die am weitesten ausgebildeten haben schon im Herbst eine Länge von 2 cm und darüber, und ihre untersten Internodien sind mehr oder weniger gestreckt. Bekleidet sind die Knospen von schuppenförmigen Deckblättern, die wie Laubblätter in dekussirten zweigliedrigen Quirlen stehen. Der unterste Wirtel besteht aus 2 getrennten, kurzen, schuppenförmigen Niederblättern, die dann zunächst folgenden Niederplattpaare sind mit einander auf die Hälfte bis Zweidrittel ihrer Länge zu einer Röhre verwachsen, ihr freier Theil gleicht ganz den untersten Knospen-

1) Bot. Ztg. 1863, Ges. Abhandlungen I, 1892, S. 179 ff. (S. 197 und 204).

2) Arb. des bot. Inst. Würzburg, III, S. 1 ff. Ges. Abh. I, 1892, S. 354 ff.

3) Greshoff, Chemische Studien über den Hopfen. Jena 1886.

4) Transaktions of the institute of brewing, 1893, S. 94 ff.



schuppen. Sie endigen in einen dreilappigen Zipfel, dessen mittlerer Lappen relativ breit und rundlich ist, während die beiden seitlichen mehr schmalen, spitzen Blattsähen gleichen und den mittleren überragen, so dass derselbe als Einbuchtung zwischen den Seitenlappen erscheint. Unter jedem der drei Endlappen endet eines der drei die Knospenschuppe durchziehenden Gefässbündel; vor dem mittleren steht am Grunde des Niederblattes die Achselknospe. Danach ist es zweifellos, dass diese Niederblattbildung gleich den Knospenschuppen des Ahorns, der Rosskastanie u. s. w.<sup>1)</sup> der kräftigen Entwicklung des Blattgrundes ihre Entstehung verdankt, indess Blattspreite und Nebenblätter nur als Lappen an der Spitze der Schuppe nachweisbar sind.

Weiter nach oben und innen wird der Knospenschutz indess von Gebilden eines anderen Typus übernommen. Hier übernehmen, ebenso wie an der Endknospe des oberirdischen Stengels, die Stipeln der Laubblätter diese Function. Bei den äusseren Knospenschuppen dieser Kategorie ist die Blattspreite zwischen den Stipeln allerdings normal angelegt, aber viel kleiner als bei den weiter nach innen folgenden derselben Knospe. In den meisten Fällen bleiben ja auch die Stengeltheile, an welchen die ersteren inserirt sind, noch unterirdisch, ihre Spreiten gelangen dementsprechend nicht zur Entfaltung. Nach dem Innern der Knospe, dem Vegetationspunkte, hin nimmt natürlich die Grösse der Blattspreite auf diesem Entwicklungsstadium der Winterknospe ebenfalls wieder ab.

Was den Bau des Sprosses im Knospenstadium betrifft, so gleicht er dem des oberirdischen jungen Sprosses. Die stumpf sechskantigen Internodien zeigen auf dem Querschnitt unterhalb der Epidermis und der parenchymatischen Rinde, ein grosszelliges Mark einschliessend, einen Kreis von sechs Gefässbündelanlagen. Bezüglich des Bündelverlaufs sei auf die eingehende Untersuchung Naegeli's<sup>2)</sup> und auf de Bary<sup>3)</sup> verwiesen. Die Blätter sind dreispurig, die Medianspur gabelt sich im nächsten Knoten und setzt sich mit je einem Ast an die benachbarten Lateralstränge der beiden nächstunteren Blätter an, die beiden Lateralstränge, welche die Nebenblätter innerviren, biegen im nächstunteren Knoten convergirend aus und legen sich denselben

1) Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Zeitung 1880, Sp. 753 ff.

2) Naegeli, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, I, Leipzig 1858, S. 75, 92, 114.

3 De Bary, Vergleichende Anatomie, Leipzig, 1877, S. 254.

Lateralsträngen des nächstunteren Blattpaares an, mit denen die Gabeläste des Medianstranges sich vereinigen.

Während es im Herbst (Oktober) nach meinen Erfahrungen nicht gelingt, die Winterknospen des Rhizoms zur Entwicklung zu bringen, geschieht dies im Frühjahr selbst bei relativ niedriger Temperatur. Die Knospenachse streckt sich, die Spitze durchbricht unter dem Schutz der sie fest umschliessenden Stipeln die Erdoberfläche und beginnt jetzt auch zu nütiren, worauf endlich auch die typische Windbewegung, die Rotation des überhängenden Sprossgipfels, sich einstellt.

Untersucht man im Laufe des Sommers den diesjährigen Spross wieder, so fällt direct der grosse Unterschied zwischen dem am Licht befindlichen und dem unterirdischen Theil desselben auf: Beide sind von einander sehr scharf und fast ohne Uebergang abgesetzt, und der Unterschied zwischen ihnen sowohl im äussern Aussehen wie im anatomischen Bau verschärft sich noch bis zum Ende der Vegetationsperiode.

Beide sind natürlich in die Dicke gewachsen, indess in sehr verschiedenem Grade. So hatte z. B. von zwei auf einander direkt folgenden Internodien an der Grenze von Luft und Erde das unterirdische 2 cm, das oberirdische 0,8 cm Durchmesser. Dazu kommt noch der fundamentale Unterschied im anatomischen Bau insbesondere des Holzkörpers. Während dieser im oberirdischen Internodium ausschliesslich aus Elementen mit verholzten Zellwänden besteht, ist im Xylem des Rhizoms nur in den Wänden der trachealen Elemente und höchstens noch in den Mittellamellen der Holzfasern mit Phloroglucin und Anilinsulfat Verholzung nachzuweisen. Die secundären Verdickungsschichten der Holzfasern des Rhizoms bestehen aus Cellulose und lassen nur ein enges, meist spaltenförmiges Lumen; sie gleichen darin einigermaßen den Holzfasern vieler Leguminosen<sup>1)</sup>, ohne dass sich, wie bei diesen, die Innenlamelle mit Jod allein schon blau färben liesse. Die grosse Masse des Xylems besteht im Rhizom aus dünnwandigem Parenchym, das reich mit Reservestoffen erfüllt ist. Die grössere Dicke der unterirdischen Stengeltheile ist indessen weniger durch die quantitative Entwicklung des Holzkörpers bedingt, obgleich allerdings auch dieser den der oberirdischen gleichaltrigen Internodien übertrifft, als durch die gesteigerte Produktion von sekundärem Phloëm, das seiner Hauptmasse nach ebenfalls aus dünnwandigen Parenchymzellen besteht. Auf einem mir vorliegenden Querschnitt durch einen

---

1) De Bary, Vergl. Anatomie S. 497.



diesjährigen Rhizomtheil von 15 mm Durchmesser misst das Mark 2, der Holzring 2,5 und der Rindenring 4 mm im Durchmesser, wovon auf die primäre Rinde nur ein sehr geringer Bruchtheil kommt. Ebenso wie das Holzparenchym speichern auch Mark und Rinde reichlich Reservestoffe. Nach aussen ist das Rhizom umkleidet von einer ziemlich mächtigen subepidermal entstandenen Korkschicht, die von zahlreichen, schon dem blossen Auge als weisse, meist in der Längsrichtung des Organs gestreckte Warzen auffallenden Lentizellen durchbrochen ist. Auch die älteren Internodien des oberirdischen Sprosses besitzen einen subepidermalen Korkmantel, der aber so wenig mächtig ist, dass er die grüne Farbe der Rinde nicht verdeckt; Lentizellen wurden nicht gefunden; die innern Markzellen haben in den ausgewachsenen Internodien ihren Inhalt eingebüsst bis auf die Oxalatdrusen und sind todt, die innersten sind zerrissen und haben einer centralen Markhöhle Platz gemacht.

Im zweiten Lebensjahre entsteht ein innerer Korkmantel in der secundären Rinde und wirft alle äussern Gewebe als längsfaserige Ringelborke ab. Das in der zweiten Vegetationsperiode gebildete Holz ist von dem des ersten Jahres deutlich unterschieden, hauptsächlich dadurch, dass im Beginn der Vegetationsperiode tracheale Elemente in grösserer Anzahl gebildet werden, diese also im Frühjahrsholz gehäuft stehen. So werden die Jahresringgrenzen besonders deutlich.

Der Hopfen besitzt demnach ein von den oberirdischen Sprossen durchaus verschieden gebautes Rhizom, mittels dessen er perennirt. Die blattwinkelständigen Seitenzweige desselben bilden im Frühjahr den Ersatz für die Laubsprosse des Vorjahres. Ihr unterirdischer Basaltheil bildet das Rhizom weiter und liefert die Ersatzsprosse für das nächste Jahr. Schon aus diesem Verhalten wird es wahrscheinlich, dass die Bildung des Rhizoms durchaus nur auf äussere Ursachen zurückzuführen ist, dass mit andern Worten jeder beliebige Theil eines Hopfensprosses durch entsprechende Aenderung der Vegetationsbedingungen beliebig zum Rhizom umgestaltet werden kann.

Diese Vermuthung wurde vollständig bestätigt. Macht man aus beliebigen Laubsprossen, z. B. der Gipfelregion eines Hopfenstockes, Stecklinge, die ausserordentlich leicht wachsen, so findet man bei der Untersuchung im Herbst, dass der unterirdische Theil derselben durchaus Rhizomnatur angenommen hat sowohl in seinem äussern Aussehen wie im anatomischen Bau. Der Holzkörper gibt nur soweit die

Ligninreactionen, als er während des oberirdischen Lebens des Zweiges schon ausgebildet war; der weitere Zuwachs zeigt durchaus den Bau und das Verhalten des im Vorhergehenden beschriebenen Rhizomholzes. Ebenso zeigen Bast und Rinde durchaus den Charakter der gleichen Gewebetheile normaler Rhizome. Auch das quantitative Verhältniss von Holz und Bast ist durch das Einstecken in die Erde funtamental in der für das Rhizom charakteristischen Weise geändert. Dabei ist es gleichgiltig, ob der in die Erde gesenkte Theil des Stecklings Augen besitzt oder nicht, ob man also einen blatt- und knospentragenden Knoten mit in die Erde gebracht hat oder nur einen Theil eines Internodiums, in welch' letzterem Fall die Pflanze natürlich nicht perenniren kann. Ebenso ist es ohne Einfluss, ob der Spross schon ein Rhizom besitzt oder nicht. Auch Absenker, d. h. Sprosse, die man, ohne sie aus ihrem Zusammenhange mit dem Mutterrhizom zu trennen, in die Erde einlegt, bilden die eingelegte Strecke durchaus rhizomartig aus.

Die Rhizombildung beim Hopfen ist also, soweit nicht die inhärente erbliche Fähigkeit, je nach den äussern Bedingungen seine Sprossachsen verschieden auszubilden, in Frage kommt, von aussen inducirt und dadurch von andern untersuchten Fällen der Rhizombildung unterschieden. Bei der Knollenbildung der Kartoffel und anderer Knollengewächse, sowie bei der Rhizombildung von *Stachys affinis* und *palustris* wird ja, wie Knight und Vöchting's Versuche lehren<sup>1)</sup>, die Bildung der Knolle resp. des Rhizoms unter allen Umständen angestrebt; die Pflanze bildet unter allen Umständen diese Organe; wenn es nicht am naturgemässen Orte, also unterirdisch, geschehen kann, so an andern Stellen, in der Achsel der oberirdischen Blätter. Die Ueberwinterungsorgane dieser Pflanzen sind gleichsam Organe *sui generis*, ganz verschieden von den andern einjährigen Sprossachsen. Beim Hopfen ist das nicht der Fall. Ebensowenig steht die Rhizombildung hier in korrelativen Beziehungen zu den andern Achsenorganen, wie etwa die Rhizome resp. unterirdischen Ausläufer bei *Circaea*, *Sparganium*, *Stachys palustris* u. s. w.<sup>2)</sup>

Die weitere Frage ist die, welche besonderen Umstände unter all den abweichenden Bedingungen, in die der Spross durch das Ein-

---

1) K. Goebel, Zur Geschichte unserer Kenntniss der Correlationsvorgänge, Flora 1893, S. 38 ff. — Vöchting, Ueber die Bildung der Knollen. Cassel 1887. — Id., Ueber eine abnorme Rhizombildung. Bot. Ztg. 1889, Nr. 31 (Stachys).

2) Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Ztg. 1880, Sp. 813.



legen in Erde gebracht wird, die rübenartige Ausbildung der Sprosse verursachen. In Betracht kommen dabei die Lichtentziehung, die Verhinderung der Transpiration und endlich die Berührung mit dem Medium, den Bodentheilchen. Auszuschliessen ist zunächst die Verdunkelung als alleinige Ursache der fleischigen Ausbildung der Sprosse. Wie schon Sachs<sup>1)</sup> mitgetheilt hat, und eigene Versuche mir bestätigten, verhindert Verdunkelung der Sprosse die volle Entfaltung der Blätter und das Ergrünen sowohl dieser wie der im übrigen ziemlich normal gestreckten Internodien; die letzteren nehmen jedoch durchaus keine Rhizomstruktur an, und die ersteren erreichen immerhin einen weit höheren Grad der Ausbildung als an den unterirdischen Rhizomen. Es kommen also nur noch die feuchte Umgebung und das Medium selbst (Berührungsreiz) in Betracht. Leider kann ich entscheidende Versuche hierüber noch nicht mittheilen, da mehrere Versuche, Hopfenstecklinge in Wasser theils am Licht, theils bei Verdunkelung ihrer in's Wasser tauchenden Basis zu ziehen, missglückten, und die Jahreszeit inzwischen so weit fortgeschritten war, dass sich auch die oberirdischen Knospen nicht mehr zur Entwicklung bringen liessen. Im feuchten Raume gingen die eingebrachten Hopfenzweige bald zu Grunde, ohne dass sie sich nennenswerth weiter entwickelt hätten. Immerhin dürfte die Annahme, der Berührungsreiz sei die Ursache der fleischigen Ausbildung der Sprosse, wenig Wahrscheinlichkeit für sich haben.

Ueber die Ursache der fleischigen Anschwellungen, die viele Wurzeln in ihrem Längsverlauf zeigen, habe ich keine Vermuthungen. Dieselben sind sehr beträchtlich. So zeigte z. B. eine ziemlich senkrecht nach unten gewachsene Wurzel direct über und unter der 11 mm dicken, mehrere Centimeter langen knollig-spindeligen Anschwellung einen Durchmesser von nur 4 mm; während der Holztheil an beiden Stellen nur etwas über 1 mm im Durchmesser maass, betrug die Dicke des Rindenringes in der Anschwellung kaum weniger als 5 mm, was ausschliesslich auf Rechnung der so stark entwickelten secundären Rinde kam. Uebrigens traf ich solche Wurzelanschwellungen nur an dem alljährlich dem Schnitt unterworfenen Culturhopfen, nicht an nie geschnittenen Stöcken.

Jedenfalls ist die biologische Aufgabe dieser Anschwellungen sowohl wie des Rhizoms die Speicherung von Reservestoffen für die Dauer der Ruheperiode. Wenigstens sind alle lebenden Elemente

1) Sachs, Ueber den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane (Bot. Ztg. 1863). Ges. Abh. I, 1892, S. 197 und 204.

des Rhizoms sowohl wie der Wurzelknollen zu Beginn der Ruheperiode (Oktober) vollgepfropft mit kleinen Stärkekörnchen. Auf dem Querschnitt erweist sich bei Behandlung mit Jod nur das cambiale Gewebe als stärkefrei. Ausserdem ist zu dieser Zeit ein in Wasser lösliches, intensiv süss schmeckendes, Fehlings Lösung erst nach dem Kochen mit verdünnten Säuren reducirendes Kohlehydrat, wahrscheinlich Rohrzucker, reichlichst vorhanden, dessen Darstellung nach E. Schulze's Methode<sup>1)</sup> mir leider nicht gelang. Glykose ist dagegen höchstens in Spuren vorhanden. Die Ablagerung der Reservestoffe war in den bisherigen Versuchen stets an die fleischige Ausbildung der Triebe gebunden; auch an den Stecklingen, welche keine Sprossknospen am unterirdischen Stengeltheil führten, war dieser ausschliesslich mit Stärke erfüllt.

Auffällig verschieden von dem Querschnitt eines Rhizomastes im herbstlichen Zustande verhielten sich solche zur Zeit der wiedererwachenden Vegetation (März). Stärke ist nur noch verhältnissmässig spärlich vorhanden und zwar besonders reichlich im Cambiumringe, der im Herbst überhaupt stärkefrei war; auf dem mit Jodjodkalium behandelten Querschnitt erschien das Cambium sogar makroskopisch als blauer Ring. Von dort nimmt nach Holz und Rinde hin der Stärkegehalt ab, ohne indess diesen Geweben ganz zu fehlen. Dafür ist der Zellsaft, wie seine starke Lichtbrechung schon vermuthen lässt, um so reicher an gelöstem Reservematerial, von welchem neben einem invertirbaren Kohlehydrat (Rohrzucker?) sich jetzt auch ein direct Kupferoxyd reduzirendes (Glykose) nachweisen lässt. Von stickstoffhaltigen Reservestoffen wurde neben Eiweisskörpern Asparagin nachgewiesen und in allerdings nur sehr geringer Menge dargestellt.

Eine quantitative Bestimmung der wesentlichen Bestandtheile von im Frühjahr geschnittenen, vorjährigen Rhizomästen, sog. Fechsern, ergab folgendes:

Es sind enthalten	in 100 Theilen sandfreier	
	Frischsubstanz	Trockensubstanz
Wasser . . . . .	72,90	—
Gesammt-Stickstoff . . . . .	0,939	3,46
Eiweiss (Eiweiss-N $\times$ 6,25) . . . . .	3,87	14,28
Nichteiweiss (als Asparagin berechnet) . . . . .	1,51	5,57
Direct reducirender Zucker (C <sub>6</sub> H <sub>12</sub> O <sub>6</sub> ) . . . . .	2,61	9,62
Invertirbarer Zucker (als Rohrzucker berechnet) . . . . .	2,32	8,58
Fett (Aetherextrakt) . . . . .	0,564	2,08
Asche . . . . .	1,919	7,08

1) E. Schulze, Ueber den Nachweis von Rohrzucker in vegetabilischen Substanzen. Die landw. Versuchsstationen Bd. XXXIV, 1887, S. 408 ff.



Dass der Hopfen eine ausgeprägte Ruheperiode besitzt, wurde schon oben erwähnt. Während im Sommer die unterirdischen Rhizomknospen leicht durch Abschneiden der oberirdischen Sprosse zum Austreiben gezwungen werden können, ihr Verharren im Knospenzustande während dieser Zeit also auf einem Correlationsverhältniss beruht, ist das im Herbst (1893 von Mitte September an) nicht mehr möglich. Im Frühjahr dagegen treiben sie ebenso wie die Kartoffeln selbst unter weit ungünstigeren Temperaturverhältnissen aus. Es liegt nahe, dies Verhalten auf die im Laufe des Winters vor sich gehende Veränderung der Form zurückzuführen, in der die stickstofffreien Reservestoffe abgelagert sind. Zu Beginn der Ruheperiode sind Stärke und Rohrzucker allein (auch in den Knospen) vorhanden; erst im Verlauf der Ruheperiode werden diese direct für den Stoffwechsel unbrauchbaren Reservestoffe in die für die Ernährung geeigneten activen Formen<sup>1)</sup> (Glykose) übergeführt, und erst damit ist die Streckung und das weitere Wachsthum der Knospen ermöglicht. So einleuchtend eine derartige Erklärung der Ruheperiode zu sein scheint, mag doch hier auf die schweren Bedenken hingewiesen werden, die derselben in der Thatsache entgegenstehen, dass in allen untersuchten Fällen das Wachsthum der primäre Vorgang ist, und dass die Reactivirung der Reservestoffe erst durch das Wachsthum von Organen oder Organcomplexen resp. durch den dabei stattfindenden Verbrauch und die damit verbundene Entfernung der Umsetzungsprodukte regulirt wird<sup>2)</sup>.

## II. Die weibliche Blüthe des Hopfens.

Die weiblichen Blütenstände des Hopfens stehen an den obern Seitenzweigen traubig geordnet mit Gipfelkätzchen. Im untern Theil sind sie noch opponirt und stehen in der Achsel gewöhnlicher Laubblätter; oberwärts alterniren sie meist und sind ihre Stützblätter auf die Stipeln reduzirt. Der Bau der einzelnen Kätzchen ist nach Eichler<sup>3)</sup> folgender: An der Hauptachse, der Kätzchenspindel, steht meist in zwei Zeilen geordnet, selten decussirt, eine Anzahl Schuppenpaare, die Stipulae unterdrückter Laubblätter. Im Blattwinkel jedes

1) Sachs, Vorlesungen I. Aufl. S. 413. — Hansen, Ueber Fermente und Enzyme. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg III, 1888, S. 284 ff. — Müller-Thurgau, Beitrag zur Erklärung der Ruheperioden der Pflanzen. Landw. Jahrb. XIV, 1885, S. 874 ff.

2) Vgl. insbes. Pfeffer, Ueber die Ursachen der Entleerung von Reservestoffen aus Samen. Berichte über die Verhandlungen der kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. zu Leipzig, Math.-phys. Classe 1893, IV, S. 421 ff.

3) Eichler, Blüthendiagramme II, 1878, S. 61.

Nebenblattpaares stehen meist 4- seltener 2 oder 6 Blüten, jede eingehüllt von einem Hochblatt, einer Blüthenscheide. Bezüglich der morphologischen Verhältnisse des Blütenstandes sei auf Eichler verwiesen.

Die eigentliche Blüthe besteht aus einem einfächerigen Fruchtknoten (mit einer Samenknospe), gekrönt von einem kurzen Griffel mit zwei langen, über die Schuppen des Zapfens vorragenden, fadenförmigen Narben und dicht umschlossen von einem ungetheilten, mit Drüsenhaaren dicht besetzten, dünnhäutigen Perigon.

Der zapfenförmige Blütenstand wird getragen von einem wie die vegetativen Internodien stumpf-sechskantigen und gleich ihnen gebauten Stiel, der an Länge den Zapfen selbst meist übertrifft. Im allgemeinen hat er eine solche Wachstumsrichtung, dass er den Winkel, welchen Blattstiel und Zweigachse mit einander einschliessen, halbirt, wenigstens wenn der Tragzweig eine ziemlich senkrecht aufsteigende Richtung besitzt. Bei andern Lagen des Tragzweiges ist der Doldenstiel, seinem negativen Geo- und positiven Heliotropismus entsprechend, aus der Ebene, welche den Stiel des Tragblattes und das zugehörige Internodium in sich aufnimmt, verschoben, unter Umständen, nämlich bei senkrecht abwärts hängendem Tragzweig, sogar im Bogen aufwärts und an dem Blattstiel vorbei gekrümmt, so dass der Zapfen senkrecht aufrecht gerichtet ist. Der Hopfen ist, wie bekannt, eine windblüthige Pflanze. Durch den allerdings nicht sehr kräftigen positiven Helio- und negativen Geotropismus seines Stieles wird nun der blühende Zapfen aus dem Laubwerk der Sprosse möglichst herausgestreckt und in die günstigste Stellung für die Bestäubung gebracht, welche freilich für den Culturzweck durchaus nicht erwünscht ist. Das nicht ganz seltene Vorkommen reifer, mit wohl ausgebildetem Keimling versehener Nüsschen in der zu den meisten Versuchen benutzten Culturanlage, die mindestens eine halbe Stunde, getrennt durch Häuser, Baumreihen u. s. w., von den nächsten (wilden) männlichen Hopfenstöcken entfernt liegt, ist ein Zeugniss für die Ausgiebigkeit und Sicherheit der Windbestäubung.

Wenn die Narben nach erfolgter Bestäubung oder ohne solche vertrocknet sind, geht indess eine Aenderung in der Richtung der Zapfen vor sich. Dieselben werden durch entsprechende Krümmungen ihrer Stiele in nickende Lage gebracht, so gerichtet, dass sie senkrecht abwärts hängen, und dadurch unter das Laubdach des Sprosses zurückgezogen. Schon die blosse Betrachtung des kräftigen Doldenstiels, der, wie man sich durch Versuche ausserdem überzeugen kann,



ein weit grösseres Gewicht als den eben abblühenden Zapfen leicht aufrecht tragen kann, schliesst die Annahme aus, es sei diese Krümmung eine blosse Lastkrümmung. Allerdings unterbleibt die Abwärtskrümmung des Blütenstiels, wenn man den Blütenzapfen entfernt. Derselbe stellt dann sein Wachsthum ein, wie es bei functionslos gewordenen Organen in der Regel der Fall ist, und es ist unzweifelhaft, dass der Blütenzapfen, die sog. Dolde, nur correlativ, nicht aber als krümmende Last auf das Wachsthum des Blütenstieles wirkt, ähnlich wie die Entwicklungsvorgänge in der Blütenknospe resp. den Samenanlagen beim Mohn etc. in Correlation zu der Nutation des Blütenstieles stehen.<sup>1)</sup>

Ebensowenig wie eine blosse Lastkrümmung ist die Abwärtsneigung des Blütenstandes eine autonome Nutationsbewegung. Eine solche würde dadurch kenntlich sein, dass die Krümmung stets in bestimmter und constanter Beziehung zum Mutterorgan stehen würde, gleichgültig, wie dessen Lage zum Erdradius wäre. Hier aber macht der Umstand, dass bei jeder Lage des Tragsprosses der Blütenstände die letzteren stets senkrecht nach abwärts in die Richtung der Schwere gestellt werden, es von vornherein zweifellos, dass die Krümmung eine Wirkung von positivem Geotropismus ist, dass also die Blütenstände nach dem Verblühen ihre geotropische Reactionsfähigkeit fundamental ändern. Negativer Heliotropismus als Ursache der Abwärtskrümmung ist dadurch ausgeschlossen, dass die Beleuchtung ohne Einfluss auf den Vorgang ist, dass z. B. zwei opponirte ungleich beleuchtete Dolden, von denen die eine auf der Ost-, die andere auf der Westseite der Schlingpflanzenanlage (und entsprechend auf Nord- und Südseite des Drahtzaunes) sich befanden, die Krümmung nach abwärts in ganz gleicher Weise ausführten. Die Richtungsänderung der Blütenstände bei Lichtabschluss zu erzielen, gelang allerdings nicht, aber wohl nur deshalb, weil die dazu bestimmten, bei Lichtabschluss aufblühenden Zapfen schon vorher sich bräunten und abstarben. Auf das Nichtgelingen von Versuchen, durch Verdunkelung Geradestreckung der Doldenstiele nach schon erfolgter Abwärtskrümmung herbeizuführen, möchte ich wenig Werth legen, da dieselben überhaupt nach Erreichung der Endstellung des Zapfens ihre Wachsthumsfähigkeit sofort oder doch sehr schnell verlieren, so dass auch

1) Vöchting, Die Bewegungen der Blüten und Früchte, Bonn 1882, S. 107 u. 109 ff. — Max Scholtz, Die Nutation der Blütenstiele der Papaver-Arten und der Sprossenden von *Ampelopsis quinquefolia* Michx. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. V, H. 3, 1892, S. 383.

der Versuch, bei schon positiv geotrop gekrümmten Stielen durch Befestigung des Tragzweiges in umgekehrter Lage die Krümmung umzukehren, nicht gelang.

Schon oben wurde bemerkt, dass der Blütenstand radiär gebaut ist. Sein Verhalten bei der gebogenen Krümmung bestätigt das auch insofern, als er sich auch physiologisch durchaus radiär verhält. Stets ist die zufällig oben liegende Seite oder Kante des Zapfenstieles die im Wachstum geförderte, aus jeder Anfangslage wird die positiv geotrope Abwärtsrichtung des Fruchtzapfens ohne Torsion durch einfache Wachstumsförderung der zufälligen Oberseite des Stieles erreicht. Das Maximum der Krümmung des positiv geotrop gekrümmten Doldenstieles liegt entsprechend der akropetal erlöschenden Wachstumsfähigkeit desselben meist in der den Blüten benachbarten Hälfte.

Vöchting<sup>1)</sup> hat für die Blütenstiele von *Papaver*, *Tussilago farfara*, *Erodium cicutarium*, *Geranium pyrenaicum*, *Taraxacum officinale* festgestellt, dass sie nur dann ihre normalen, geotropen Richtungsbewegungen ausführen, wenn sich die Samenanlagen in der von ihnen getragenen Blüthe entwickeln. Andere, wie *Viola*, *Fritillaria*<sup>2)</sup>, führen die Bewegungen aus, gleichgültig, ob die Blüten vorhanden oder weggeschnitten sind. Der Hopfen schliesst sich in seinem Verhalten den erstern an: Die Orientierungsbewegung der abgeblühten Zapfen unterbleibt, wenn der Zapfen selbst abgeschnitten wird. Dagegen ist es für das Zustandekommen der Richtungsänderung der Blütenstiele gleichgültig, ob eine Befruchtung erfolgt ist, oder ob nicht. Es ist daher wohl möglich, dass das Unterbleiben der Abwärtskrümmung nach der Amputation des Blütenstandes auf Wachstumsstörungen im Stiel infolge der Verwundung und auf das schnelle Erlöschen der Wachstumsfähigkeit desselben zurückzuführen ist. Indessen liegt die Annahme ebenso nahe, dass die Abwärtskrümmung in correlativer Beziehung steht zu andern ebenfalls auch ohne vorhergegangene Bestäubung in den verblühten Dolden vor sich gehende Wachstumserscheinungen, auf die wir im Folgenden zurückkommen werden.

Scholtz<sup>3)</sup> unterscheidet nach den biologischen Zwecken, denen die Orientierungsbewegungen dienen, Entwicklungs-, Functions- und Schutzorientierungen, wobei er schon darauf aufmerksam macht, dass

1) Vöchting, a. a. O. S. 107 u. 109, 126 u. 127, 171, 175, 181.

2) Vöchting, a. a. O. S. 144, 147.

3) Max Scholtz, Die Orientierungsbewegungen der Blütenstiele von *Cobaea scandens* Cav. und die Blütheneinrichtung dieser Art. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, VI, 1893, S. 306.



in vielen, wenn nicht den meisten Fällen ein- und dieselbe Orientirungsbewegung je nach dem Gesichtspunkte, unter welchem man sie betrachtet, unter verschiedene dieser Kategorien fallen kann. Zunächst kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die bei der Postfloration<sup>1)</sup> erfolgende gebogene Krümmung der Blütenstandsstiele beim Hopfen die Zapfen unter die Laubdecke des Sprosses zurückzieht, sie so weniger sichtbar macht und während des Heranreifens der Samen vor manchen schädlichen äussern Einflüssen schützt. Neben dem Charakter einer Schutzorientirung hat die Bewegung aber in vielleicht noch höherem Grade den einer Functionsorientirung: Sie bringt die Fruchtzapfen in die günstigste Lage für die Ausstreuung der Samen, worauf wir später zurückkommen werden.

Zu der Richtungsänderung des Blütenstandes kommt als wesentlicher und charakteristischer Theil der Postflorationsvorgänge beim Hopfen noch die Vergrösserung der Deckblätter der Einzelblüthen und der Hochblätter (Stipeln unterdrückter Laubblätter) der Zapfenchse. Während z. B. bei Auschaer Hopfen die ovalen Vorblätter der Einzelblüthen zur Zeit der Narbenreife eine Länge von 4 mm, eine grösste Breite von 3 mm besaßen, betrug die Länge der ausgewachsenen Vorblätter 12, ihre grösste Breite 8 mm. Ebenso vergrösserten sich die Stipularblätter von einer Länge von 10 und einem grössten Querdurchmesser von 5 mm auf 12 mm Länge und 13 mm Breite<sup>2)</sup>. Die Fläche der Blütenvorblätter vergrössert sich also etwa auf das Achtfache, die der Deckblätter auf das Dreifache ihrer anfänglichen Grösse. Zugleich entwickeln sich auch die schon zur Blüthezeit vorhandenen Drüsenhaare der Blütenvorblätter und Perigone, die ihrem Bau nach durch Rauter und Martinet bekannt sind<sup>3)</sup>, zu ihrer vollen Grösse. Auf denselben oben gemessenen Vorblättern verhielt sich der Durchmesser der Lupulindrüsen, von der Fläche gesehen, zur Blüthezeit und bei der sog. Reife des Hopfens wie 8:13. Erst nachdem die Vorblätter ihre volle Grösse erreicht

---

1) Ueber die Erweiterung dieses Begriffes und seine Anwendung auf alle an einem Blüthenspross nach dem Verblühen stattfindenden Entwicklungsvorgänge, gleichgiltig, ob dieselben nur nach erfolgter Bestäubung eintreten oder auch ohne solche, vergl. Scholtz, l. c. S. 333.

2) Die Zahlen sind Mittel zahlreicher Messungen an einander opponirter Zapfen derselben Pflanze.

3) Vergl. de Bary, Vergleichende Anatomie S. 100, 101. — Neuerdings Holzner und Lermer, Die trichomatischen Gebilde der Hopfenpflanze. Sep. aus Ztschr. f. d. ges. Brauwesen XVI, 1893.

haben, wird das ätherische Oel zwischen Cuticula und Cellulosemembran der vertieften Scheibe des Drüsenhaares reichlicher abgesondert und nimmt die charakteristische goldgelbe Farbe an, welche die Lupulinkörner auszeichnet.

Ebensowenig wie die Abwärtskrümmung der Hopfenzapfen sind auch diese Postflorationserscheinungen, auf denen der Werth des Hopfens und seine Cultur beruht, an vorhergehende Befruchtungsvorgänge der Ovula gebunden. Sie treten mit und ohne Bestäubung in gleicher Weise ein; ob indess alle auch in gleichem Grade, ist mir deshalb noch etwas fraglich, weil im Zapfen mit zahlreichen Samen doch ein relativ hoher Prozentgehalt an Lupulindrüsen gefunden ist. So fand Haberland in Wisconsinhopfen bei 21 % Samen 9,76 % Lupulin, im Posener bei 7,8 % reifen Früchten 11,70 % „Hopfenmehl“, während der Gehalt anderer Handelshopfen bei 0,02 bis 0,73 % Früchten zwischen 7,92 und 15,70 % Lupulin schwankte.

Was die biologische Bedeutung des Vorblattes der Blüthen und seines postfloralen enormen Wachstums betrifft, so dient dasselbe als Flugorgan des Nüsschens<sup>1)</sup>, mit dem verbunden es sich von der Zapfenachse löst. Nach einigen Bestimmungen beträgt das Gewicht eines Nüsschens mit seinem Flügel 4,8 mg, ohne denselben 2,3 mg<sup>2)</sup>. Beim freien Fall stellt sich infolge der Gestalt des nachenförmig gebogenen Vorblattes die Längsachse der Frucht mit dem Nüsschen voran stets in einen sehr stumpfen Winkel, beinahe rechtwinklig zur Richtung des Falles und beschreibt zugleich ausserordentlich schnelle Drehungen um die Fallachse, ebenso wie die Flügel Früchte des Ahorn, der Hainbuche etc.<sup>3)</sup> Die Verzögerung des Falles durch den Flügel ist eine ziemlich grosse: Die geflügelte Nuss durchfiel im Mittel einiger Versuche eine Strecke von 6 m in 11 Secunden, während sie allein dazu weniger als 3 Secunden gebrauchte (mit Hilfe eines Secundenzählers gemessen). Die Fallverlangsamung beträgt also ungefähr 4.

Die Lupulinkörner wird man ohne Zweifel in ihrer biologischen Bedeutung richtig auffassen, wenn man sie mit Kerner<sup>4)</sup> als Schutzmittel gegen Thierfrass anspricht. Die Beobachtungen Kerner's,

---

1) Vergl. auch Kerner von Marilaun, Pflanzenleben II, S. 789.

2) Nach Greshoff (Studien über den Hopfen. Diss., Jena 1887, S. 55) 2,07 mg, nach Weiss (Der Hopfen. Wien 1878) 2,46 mg.

3) Mit der Fallbewegung der letzteren, welche Dingler (Die Bewegung der pflanzlichen Flugorgane, München 1889, S. 276 u. 277) schildert, hat die der Hopfenfrüchte die meiste Aehnlichkeit.

4) a. a. O. II, S. 441.



dass „kein Thier den Versuch macht, sich den Nüsschen zu nähern“, kann ich insofern bestätigen, als Mäuse mit Lupulin verunreinigte und darnach riechende Weizenkörner verschmähen, wenn ihnen reine Körner zugleich geboten sind.

Auch die Vergrößerung der Nebenblätter nach der Blüthe wird man als Schutzmittel der heranreifenden Früchte deuten dürfen.

Nach dem eben über die Verbreitung der Früchte Gesagten müssen wir noch einmal auf die postflorale Abwärtskrümmung des Kätzchenstieles zurückkommen, der wir schon im Vorhergehenden neben der Aufgabe einer Schutzorientierung auch die einer Functionsorientirung zugewiesen haben. Sie steht nämlich, wie ich glaube, mit der Ausstreuung der Samen im Zusammenhange. Diese lösen sich sammt ihrem Vorblatt von der Abstammungsachse ab, würden aber bei aufrechter Stellung des Fruchtzapfens in dem Winkel zwischen der Achse und den Nebenblättern derselben passiv liegen bleiben. Bei abwärts gekehrter Stellung der Fruchtkätzchen dagegen vermag der Wind, dem die Verbreitung der Samen anvertraut ist, dieselben aus dem nach unten offenen Deckblattwinkel herauszuschütteln. Demgemäss treffen wir bei vielen, denen des Hopfens ähnlichen Blütenständen, wenn die Verbreitung der Samen durch den Wind geschieht, dieselbe Abwärtskrümmung, vielfach ebenfalls erst in der Postfloration erfolgend, so insbesondere bei *Carpinus betulus*, *C. orientalis*, *Ostrya virginica*, und den meisten bei uns einheimischen und im Freien aushaltenden Abietineen: *Pinus silvestris* und *Pumilio*, *Picea excelsa*, *Tsuga canadensis* etc. Ausnahmen bilden unter den letzteren *Larix europaea* und *Abies pectinata*, bei welcher letzterer aber die Zapfenschuppen sich zugleich mit den reifen Samen von der Zapfenchse ablösen, trotz senkrecht aufsteigender Stellung des Fruchtzapfens die Ausstreuung der Samen daher nicht beeinträchtigt ist.

Dass die Postflorationsvorgänge beim Hopfen ausnahmslos auch ohne vorhergegangene Befruchtung der Blüten erfolgen, was übrigens vielfach, so auch bei der von Scholtz beschriebenen *Cobaea scandens*<sup>1)</sup>, der Fall ist und vielleicht gegenüber den nur infolge von vorhergegangener Bestäubung eintretenden Postflorationen als die ursprünglichere Form aufzufassen ist, entspricht auch der von C. F. Gaertner<sup>2)</sup> erwähnten Thatsache, dass der Hopfen sich durch ein besonders

1) Max Scholtz, a. a. O.

2) C. F. Gaertner, Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse, Stuttgart 1844, S. 561. Dort auch ältere Litteratur.

Flora 1894.

starkes „Fruchtungsvermögen“ auszeichnet, d. h. dass auch ohne Befruchtung bei ihm die Fruchtknoten häufig zu scheinbar normalen, in diesem Falle aber stets leeren und nicht keimfähigen Nüsschen ausreifen. Diese wohl regelmässig in jeder Hopfenanlage zu beobachtende Erscheinung stellt sich der Entstehung der kernlosen und der kleinen, sauern und harten Traubenbeeren beim Weinstock an die Seite, deren Entstehungsursachen Müller-Thurgau klar gelegt hat<sup>1)</sup>, von denen indess, genau genommen, nur die letzteren den tauben Nüsschen des Hopfens gleich gesetzt werden dürfen, da erstere nur infolge vorhergegangener Bestäubung entstehen und desshalb samenlos bleiben, weil das Wachsthum der befruchteten Eizelle durch widrige Umstände verhindert ist.

### III. Der reife Hopfen und seine Conservirung.

Während es bei Samen und Früchten verhältnissmässig leicht ist, ihre Reife zu definiren, wenn auch praktisch oft sehr schwer, sie richtig zu beurtheilen, fehlt beim Kulturhopfen nicht nur ein sicheres, leicht controlirbares Kriterium der Reife, sondern es ist auch, wenigstens vorerst, ganz unmöglich zu sagen, was man eigentlich unter Reife des Hopfens verstehen soll, da die Bestandtheile, auf welche es ankommt, noch viel zu wenig bekannt sind. Vielleicht dürfte der Hopfen dann als reif zu bezeichnen sein, wenn die im Vorhergehenden beschriebenen Postflorationserscheinungen sämmtlich an ihm vollendet sind, wenn also speciell die Lupulindrüsen prall mit Sekret gefüllt sind.

Der gepflückte Hopfen wird dann bei niedrigerer Temperatur langsam getrocknet, um die Verflüchtigung des ätherischen Oeles möglichst zu vermeiden und um ihm zugleich seine grüne Farbe zu bewahren, auf die grosser Werth gelegt wird. Während des Trocknens, das je nach der angewandten Temperatur und dem Trockenheitsgrade der Luft längere oder kürzere Zeit dauert, verathmet der Hopfen noch einen Theil seiner Bestandtheile. Die Athmungsgrösse reifen Hopfens betrug im Mittel von zwei Bestimmungen in zwei Stunden 1,62 g ausgeschiedener Kohlensäure auf ein Kilo Frischgewicht bei 25° C. Die Athmungsintensität ist also eine ziemlich grosse, und daher erklärt es sich wohl, dass ich in gut getrocknetem Hopfen ausser in den Spaltöffnungsschliesszellen nie mehr Stärke nachweisen konnte, die doch in den Mesophyllzellen der lebenden Deck- und Vorblätter des reifen

1) Müller-Thurgau, Welche Umstände beeinflussen die Entstehung und das Wachsthum der Traubenbeeren? Vortrag, gehalten auf der Generalversammlung des Deutschen Weinbauvereins 1884, Mainz 1885, S. 20 und 25.



Zapfens an der Pflanze stets gefunden wurde. Eine tägliche Periodicität im Stärkegehalt, wie sie Sachs auch in den Laubblättern des Hopfens nachwies, also nächtliche Entleerung und Speicherung während des Tags, war indess in den Dolden nicht nachzuweisen. Die in den Zapfenblättern vorhandene Stärke ist also wohl, wenigstens grösstentheils, eingewandert, nur zum geringsten Theil an Ort und Stelle durch Assimilation gebildet, obwohl die Mesophyllzellen Chlorophyll führen.

Die letzteren sind sowohl in den Deckblättern des Zapfens als auch in den Vorblättern der Blüthen in einer Ebene verzweigte, vielarmige Parenchymzellen, die in den erstern meist zwei, in den letzteren nur eine Schicht bilden.<sup>1)</sup> Die Chlorophyllkörner liegen, wie der Zellkern, im wandständigen Protoplasmakörper, der eine grosse Vacuole mit stark sauerem Zellsaft einschliesst. Einzelne Zellen führen Kalkoxalatdrusen. Obere und unterseitige Epidermiszellen sind chlorophyllfrei und besonders die letzteren mit stark gewellten Seitenwänden versehen. Auch sind die Aussenwände der unterseitigen Epidermiszellen entschieden dicker als die der Oberseite, was wohl damit zusammenhängt, dass die Unterseite die nach aussen gewandte und demgemäss lebhafterer Transpiration ausgesetzte ist. Sie führt auch allein Spaltöffnungen; kegelförmige sowie Köpfchenhaare finden sich auf der Epidermis beider Seiten. Die Gefässbündel durchziehen als netziges Aderwerk das Mesophyll.

Im getrockneten Zustande sind Deck- und Vorblätter an „normal“ gebauten Dolden kahnförmig nach innen eingebogen, so die Dolde von den Blättern rings vollständig umschlossen ist. Ein solcher „geschlossener“ Bau der Hopfenzapfen ist sehr erwünscht. Die concave Einbiegung der Oberseite ist wahrscheinlich eine Folge der verschiedenen starken Schrumpfung der Epidermis auf Ober- und Unterseite der Blättchen. Die Oberhaut, die sich auf der Innenseite befindet, ist meist ebenso wie die Mesophyllzellen völlig zusammengeschrumpft; ihr zelliger Bau ist auf dem Querschnitt kaum zu erkennen, während die mit stärker verdickten und cuticularisirten Aussenwänden versehene Epidermis der Blattunterseite augenscheinlich viel weniger contrahirt ist, und ihre Zellen dieselbe Form wie im Leben behalten haben. Dementsprechend wird der Schluss der Dolden hauptsächlich von dem

1) Genauere Mittheilungen über den anatomischen Bau der Hopfenzapfen machen Lermer und Holzner (Beiträge zur Kenntniss des Hopfens. Entwicklung und Bestandtheile der Frucht, Anatomie des Perigons, des Vor- und Deckblattes. 1882). Vgl. insbesondere S. 3 und 4 des Sep.

möglichst soliden Bau der Zellwände, insbesondere der Aussenwände der unterseitigen Epidermis der Zapfenblätter sowie, da dieser besonders durch die Transpirationsverhältnisse beeinflusst wird, davon abhängen, ob die Dolde unter günstigen Transpirationsbedingungen gewachsen ist oder nicht. Damit stimmt die allgemeine Erfahrung überein, dass insbesondere die im Innern des Laubdaches von niederen Drahtanlagen gewachsenen Blütenstände, sog. Schattendolden, flatterigen Bau zeigen.

In langsam getrockneten Dolden besitzen die zu platten Bändern geschrumpften Mesophyllzellen noch unversehrte, grüne Chlorophyllkörper. Wird die Dolde dagegen getötet, ehe ihr Wassergehalt eine gewisse untere Grenze erreicht hat, werden z. B. lebende Hopfenzapfen heissen Wasserdämpfen oder Chloroformdämpfen ausgesetzt, so dringt der saure Zellsaft ins Protoplasma ein und zerstört den Chlorophyllfarbstoff. Solche Dolden sehen dann bleich und missfarbig aus.

Während diese Veränderung der Farbe unter den üblichen Verhältnissen allerdings nicht vorkommen dürfte, ist eine andere Farbenänderung um so häufiger und entwerthet den davon betroffenen Hopfen ganz ausserordentlich. Es ist das die sog. „Roth-“ oder vielmehr Braunfärbung des Hopfens.

Dieselbe hat ihren Sitz in den Mesophyllzellen und zwar im Protoplasmakörper derselben, insbesondere in den Zellen in der Umgebung der Nerven. Das Chlorophyll ist dabei unverändert und lässt sich durch Lösungsmittel aus der braunen, die Chlorophyllkörper einschliessenden und ihre Farbe verdeckenden Masse ausziehen und so nachweisen. Das Plasma der chlorophyllfreien Epidermiszellen zeigt die Braunfärbung nicht, dagegen hin und wieder das der Spaltöffnungsschliesszellen. Es scheint demnach, als ob die chlorophyllhaltigen Zellen zu der Braunfärbung besonders disponirt sind, analog wie nach Molisch die Verfärbung des Anthokyans beim Tode nur in chlorophyllreichen oder an solche angrenzenden Zellen stattfindet.<sup>1)</sup>

Es werden verschiedene Ursachen der Rothfärbung genannt und darnach auch besondere Arten der „Röthe“ unterschieden. Infolge von Trockenheit tritt in den noch am Stock hängenden Zapfen die „rothe Lohe“ auf; Tetranychus telarius verursacht, wie an den Blättern, so auch an den Dolden rothe Färbung, den Kupferbrand; überreife, zu lange an der Pflanze hängende Zapfen werden „stangenroth“; ebenso

---

1) Molisch, Ueber den Farbenwechsel anthokyanhaltiger Blätter bei rasch eintretendem Tode. Bot. Ztg. 1889, Nr. 2.



färben sich die vom Hopfenschimmel (*Sphaerotheca Castagnei* Fuck.) befallenen und getödteten Dolden rot; kurz, überall wo Hopfenzapfen aus irgendwelchen Ursachen absterben und ihr Vegetationswasser erst nach dem Tode langsam durch Verdunstung verlieren, tritt leicht die Braunfärbung auf. Aber auch der schon getrocknete Hopfen kann noch die Braunfärbung erleiden, z. B. wenn derselbe, bei ungenügender Trocknung dicht zusammengehäuft, sich erwärmt, also in ihm eine Gährung eintritt. Erst nach der Ernte sich braun färbenden Hopfen bezeichnet man als „bodenroth“.

Allen Fällen, wo Hopfendolden nach dem Tode sich roth färben, ist der Umstand gemeinsam, dass der Tod längere Zeit vor dem Verluste des Wassergehaltes erfolgt, dass also der desorganisirte Zellinhalt, in welchem Plasma und Zellsaft nicht mehr getrennt sind, längere Zeit im wasserdurchtränkten Zustande bleibt, wodurch anscheinend für Oxydationen günstige Verhältnisse geschaffen sind. Das ist weder bei sehr schnellem Trocknen bei hoher Temperatur der Fall noch beim langsamen Austrocknen bei gewöhnlicher oder doch unter der tödtlichen Temperatur liegender, indem der Tod in beiden Fällen fast gleichzeitig mit dem Wasserverluste des Zellsaftes eintritt. Bringt man z. B. lebende Hopfenzapfen auf den Boden eines zu verkorkenden Reagircylinders und senkt denselben dann in ein kochendes Wasserbad so ein, dass der obere Theil des Cylinders aus dem Wasser hervorragt, so trocknen die Zapfen zunächst sehr schnell, das Wasser schlägt sich an der Wand des Cylinders oberhalb des Wasserniveaus zum Theil nieder, die Farbe des Hopfens bleibt grün. Wenn dann der Reagircylinder plötzlich abgekühlt wird, so schlägt sich ein Theil des vorher in Dampfform vorhandenen Wassers auch auf den Dolden in Tröpfchenform nieder, und an diesen Stellen, wo nun nachträglich eine Wiederauflösung der Zellsaftbestandtheile und Durchtränkung des Plasmas damit möglich ist, tritt nach einiger Zeit zuerst die Braunfärbung auf. Uebrigens stellt sich wohl in vielen, nicht aber in allen Fällen, wo schon getrockneter, grüner Hopfen wieder feucht wird, die Braunfärbung des Plasmas ein, was aber gegen die hier versuchte Erklärung, wie ich glaube, nicht allzu sehr ins Gewicht fällt, weil einmal hier, wo Plasmaeigenschaften in Betracht kommen, individuelle Differenzen gewiss eine grosse Rolle spielen, ferner aber wohl auch, weil beim Aufbewahren des Hopfens in ihm chemische Veränderungen vor sich gehen, so dass frischer und trockener Hopfen ihrer chemischen Zusammensetzung nach nicht direct mit einander verglichen werden können. Schwerer wiegt das negative Ergebniss

eines Versuchs, wo der durch Chloroformdämpfe getödtete Hopfen bei langsamem Austrocknen keine Braunfärbung annahm.

Auch Wortmann fand den ganz ähnlichen Process der Stippenbildung der Aepfel von sehr verschiedenen Umständen abhängig, unter denen neben der Qualität und relativen Menge der im Zellsaft gelösten Substanzen ganz besonders die verschiedene specifische Organisation des Protoplasmas von wesentlicher Bedeutung ist und die Versuche complicirt.<sup>1)</sup>

Wie dem auch sei, jedenfalls darf als sichergestellt gelten, dass die Mischung von Plasma und Zellsaft zum Eintritt der Färbung notwendig ist, wenn dieser auch ausser durch den Wassergehalt der Zellen noch durch andere Umstände, zu denen insbesondere Belichtung des trockenen Hopfens gehört, begünstigt wird. Darnach ist wahrscheinlich im Zellsaft ein farbloses Chromogen vorhanden, das, mit dem Plasma gemischt, an der Luft sich oxydirt. Dass die Braunfärbung auf Oxydation beruht, folgt aus den negativen Ergebnissen von Versuchen, sie in Wasserstoffatmosphäre hervorzubringen, sowie aus der Möglichkeit, sie durch Reductionsmittel (Schwefligsäure) rückgängig zu machen.<sup>2)</sup> Dafür, dass mit dem Tode eintretende Oxydationen im Leben unterbleiben, und ein Chromogen sich trotz der Gegenwart von Sauerstoff in der lebenden Zelle erhält, dafür hat Pfeffer noch neuerdings eine grosse Anzahl von Beispielen aufgeführt.<sup>3)</sup>

Der Versuch, das fragliche Chromogen zu isoliren, führte leider nicht zu einem befriedigenden Resultat. Es wurde dabei nach dem Vorgange Reinke's<sup>4)</sup> der wässrige Extrakt von Hopfendolden, der sich wie der aller Hopfentheile an der Luft roth färbt, mit Aether ausgeschüttelt. Nach dem Verdunsten des Aethers restiren neben terpeninartig riechendem amorphen Rückstand feine Nadeln, deren wässrige Lösung mit Eisenchlorid sich grün färbt. Der Rückstand

---

1) Wortmann, Ueber die sog. „Stippen“ der Aepfel. Landw. Jahrb. 1892, XXI, S. 663 ff, bes. S. 673.

2) Dabei sei bemerkt, dass auch die Cumarinbildung in absterbenden Organen von Ageratum auf Oxydation beruht; wenigstens tritt der Cumaringeruch nur bei Zutritt von Sauerstoff, dann allerdings sehr schnell auf, nicht an in Wasserstoffatmosphäre durch Erwärmen getödteten Pflanzentheilen, die beim Oeffnen der benutzten Gefässe zunächst nur den gewöhnlichen Krautgeruch aushauchen.

3) Pfeffer, Beiträge zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. Abhandlungen der math.-phys. Classe der kgl. Sächsischen Ges. der Wiss. Bd. XV, Nr. 5, S. 375—518.

4) Reinke, Ein Beitrag zur Kenntniss leicht oxydirbarer Verbindungen im Pflanzenkörper. Ztschr. f. physiol. Chemie VI, S. 263—279.



selbst verfärbte sich an der Luft nicht. Barytlauge gibt mit dem wässrigen Extrakt einen hellgelben, sich bald absetzenden flockigen Niederschlag. Alkalien färben gelb. Bromwasser erzeugt im Extrakt, nicht aber im Destillat desselben, einen geringen Niederschlag; das letztere ist auch auf Eisenchlorid ohne Einfluss. Bleiacetat fällt das Chromogen aus der wässrigen Lösung. Dampft man einen wässrigen Hopfenextrakt auf dem Wasserbade ein, so entweicht ein stechend riechender Körper (Chinon?).

Es ist übrigens immerhin fraglich, wenn auch wahrscheinlich, ob das Chromogen des rothen wasserlöslichen Farbstoffs identisch ist mit dem, welches die Braunfärbung des Plasmas verursacht, um so mehr, da der braune Plasmaklumpen in fast allen Lösungsmitteln, vielleicht mit Ausnahmen der konzentriertesten Säuren und Alkalien, unlöslich ist. Doch dürfte sich das daraus erklären, dass der Farbstoff, von dem wir der Analogie nach wohl vermuthen dürfen, dass er den Chinonen nahe steht, mit den Eiweisskörpern des Plasma eine resistente Verbindung eingeht. Zu den Chinonen gehörende Körper sind ja in den bekannten Fällen die Ursachen postmortaler Färbungen, z. B. das Juglon der Wallnusschalen, Purpurin, Alizarin, Emodin, Frangulin- und Chrysophansäure. Auch die künstlich aus Pyrogallol resp. Phloroglucin dargestellten rothen Oxydationsprodukte, Purpurogallin und Phlorotanninroth<sup>1)</sup>, scheinen Chinone zu sein. Der letztere Körper ist um so interessanter, als er in Bildung, Zusammenhang und Eigenschaften den Phlobaphenen gleicht, welchen man ja die in todten Zellen so häufig vorkommenden braunen, ihrer Entstehung nach von Müller-Thurgau<sup>2)</sup> behandelten Inhaltsmassen meist zugerechnet hat, wenn man sie nicht, wie in den meisten Fällen, kurzweg für „humifizierte Inhaltsreste“ erklärte.

Die Chromogene, welche bei nicht zu schnellem Wasserverlust der todten Zellen die Braunfärbung verursachen, dürften zu jenen Stoffen gehören, die man in der Botanik leider meist noch mit dem Sammelnamen „Gerbstoffe“ zu bezeichnen pflegt, also den Phenolen nahe stehen, eine Ansicht, die auch Reinke und Pfeffer<sup>3)</sup> aus-

1) Vgl. Nietzki und Steinmann, Ueber das Purpurogallin. Ber. d. D. chem. Gesellsch. XX, 1887, S. 1277—1280; Th. Waage, Ueber das Vorkommen des Phloroglucins in der Pflanze. Ber. d. D. bot. Ges. VIII, 1890, S. 279 sowie die dort angeführte Litteratur.

2) Ueber das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. II. Landw. Jahrb. 1886, XV, S. 502.

3) Reinke, a. a. O. S. 266/267; Pfeffer, a. a. O. S. 398 (*Vicia faba*).

sprechen. Von den im Hopfen angeblich vorhandenen Stoffen käme dann neben dem Hopfengerbstoff noch das Phloroglucin als Mutter-substanz des braunen Stoffes in Betracht. Dieser Körper wird indess mit Unrecht als Bestandtheil der Hopfenzapfen angeführt; wenigstens versagte mir die so scharfe Reaction mit Vanillin und Salzsäure stets, und auf die Unzuverlässigkeit der Weselsky'schen Reaction (mit Kaliumnitrit und Toluidinnitrat) hat schon Greshoff<sup>1)</sup> aufmerksam gemacht. Ebenso misslangen alle meine Versuche, das von Wagner angegebene Phloroglycosid Quercitrin im Hopfen nachzuweisen; ich muss daher Lermier beistimmen, der die Anwesenheit von Quercitrin im Hopfen verneint.

Von besonderm Interesse scheint mir ein bodenrother Hopfen, an dem die Braunfärbung erst bei der Aufbewahrung während des Winters auftrat, und bei dem dieselbe sich entschieden als ansteckend erwies. Zum Zweck späterer Untersuchung aufbewahrte Hopfenproben färbten sich zum Theil während des Winters braun und zwar ausschliesslich diejenigen, unter welche schon bei der Ernte stangenrothe Dolden gekommen waren. Die Hopfenproben, welche nur gesunde Hopfen enthielten, behielten am gleichen Aufbewahrungsort ihre grüne Farbe, wurden aber nach einigen Wochen roth, wenn aus den roth gewordenen Proben einige Dolden zugemischt wurden. Die nähere Untersuchung ergab eine reichliche, wenn auch nicht gerade üppige Pilzvegetation auf dem braunen Hopfen, fast ausschliesslich bestehend aus *Penicillium* (*glaucum*?), dessen Mycel oft in weissen lockeren Büscheln aus der Spitze der Deckblätter hervorgebrochen war und sich so ohne Zweifel von Dolde zu Dolde verbreitet hatte. Auch bleigraue Fruchträger fanden sich, obwohl nur spärlich und einzeln, auf den meisten Deckblättern wenigstens der oben liegenden Dolden. Das wenig üppige Wachsthum des Schimmels ist auf Rechnung des geringen Wassergehalts des Substrates zu setzen, der bei einem darauf gerichteten Versuch im Lauf von drei Wochen zwischen 7,7 und 10,44 % je nach der Witterung schwankte. Auf feucht gehaltenem Hopfen bildete dasselbe *Penicillium* dichte und üppige grüne Fruchträger-rasen und färbte denselben dabei tief braun. Die Hyphen des Pilzes verlaufen ausschliesslich intercellular, hauptsächlich zwischen den Mesophyllzellen, deren Inhalt in der beschriebenen Weise verfärbt war. Je nach den Witterungsverhältnissen und dem danach wechselnden Wassergehalt des lufttrockenen Hopfens stellte der Pilz sein Wachs-

---

1) Chemische Studien über den Hopfen. Diss. S. 57.



thum ein resp. nahm er es wieder auf. Sporenkeimung dürfte auf dem Hopfen wegen des geringen Wassergehalts desselben nicht möglich gewesen sein und sich daher die Nichtansteckung der neben dem pilzbrannten Hopfen offen aufbewahrten, gesunden Proben erklären. In die zuerst erkrankten Hopfen aber muss schon vom Felde her mit den überreifen, todten und braunen Zapfen das Mycel des Schimmelpilzes eingeführt sein.

Worauf die Färbung des Hopfens durch den Pilz beruht, darüber kann ich nur Vermuthungen äussern. Wahrscheinlich wirkt der Pilz durch extracelluläre Ausscheidungen oder durch aus seinen kranken und absterbenden Zellen in die Hopfenzellen diffundirende Stoffe Sauerstoff aktivirend<sup>1)</sup>, und so erklärt sich die Oxydation von Zellinhaltsbestandtheilen des Hopfens durch den Pilz. Unwahrscheinlicher ist mir die Annahme, dass der Pilz selbst ein Chromogen absondere.

Nebenbei führt übrigens der Pilz noch andere Veränderungen in der Zusammensetzung der Dolden herbei. Der Zuckergehalt desselben wird vom Pilz verbraucht, ferner aber auch der für den Branereiprozess wichtige Gerbstoff zerstört, der Hopfen also werthlos gemacht, abgesehen von den übel schmeckenden Stoffen, die der Pinselschimmel erzeugt, und der gährungshemmenden Wirkung gewisser Stoffwechselprodukte desselben<sup>2)</sup>, die ja bei der geringen Hopfenmenge, welche dem Bier zugesetzt wird, vielleicht nicht in Betracht kommt.

Von Griessmayer wurde in einer Studie über die Alkaloide des Hopfens<sup>3)</sup> Trimethylamin als Bestandtheil desselben nachgewiesen. Er fand dasselbe jedoch schon in zwei Proben besserer Hopfen nicht und deutet an, dass sich hieraus eventuell eine technische Hopfenprobe entwickeln könnte. Bohlig<sup>4)</sup> schlug eine ähnliche Bierprobe vor: Bei Destillation des von Alkohol und Kohlensäure befreiten Bieres mit Magnesia soll man aus guten Bieren ein Destillat mit angenehmem Bierwürzegeruch erhalten, aus schlechtem Bier dagegen ein nach Ammoniak und Aminen (Trimethylamin) riechendes. Greshoff<sup>5)</sup> trat dem entgegen, weil er in allen untersuchten Hopfen

1) Vgl. Pfeffer, a. a. O. S. 466 ff. und 475.

2) Vgl. Müller-Thurgau, Ergebnisse neuer Untersuchungen auf dem Gebiete der Weinbereitung. Bericht über die Verhandlungen des XII. Deutschen Weinbau-Kongresses in Worms im September 1890, Mainz 1891, S. 130.

3) Griessmayer, Ueber das Lupulin. Dinglers polytechn. Journal Bd. 212, 1874, S. 67—72.

4) Zeitschr. für analyt. Chemie 1886, S. 19.

5) Greshoff, a. a. O. S. 56.

Trimethylamin fand, in feinen Sorten sogar z. Th. mehr als in minderwerthigen. Mir selbst gelang es nicht, in selbst mehr als ein Jahr aufbewahrtem, normalen Hopfen Trimethylamin zu finden. Der Versuch wurde an Hopfen verschiedener Jahrgänge sowie an frisch geerntetem mit dem gleichen negativen Resultate oft wiederholt, und so musste ich es für feststehend halten, dass in ganz normalem Hopfen Trimethylamin nicht vorhanden ist. Wo es also nachweisbar ist, da muss es durch irgend einen Umstand bei der Zubereitung für den Handel oder bei der Aufbewahrung hineingekommen sein. Der Zufall gab den ersten Fingerzeig zur Aufklärung des Ursprungs dieses „Alkaloids“ im Hopfen.

Ein Gefäss mit Hopfen, der zur Bereitung eines wässrigen Extracts gedient hatte und ganz durchfeuchtet war, blieb einige Tage stehen und verbreitete, als es dann geleert werden sollte, einen intensiven Geruch nach Häringslake. Es war darnach im höchsten Grade wahrscheinlich, dass das gefundene Trimethylamin erst einer durch Vermittelung von Bakterien erfolgenden Gährung des Hopfens seine Entstehung verdankt. Der Versuch bestätigte diese Vermuthung. Ein Theil eines wässrigen Hopfenextractes, dessen Rest bei der Destillation mit Magnesia nur Ammoniak entwickelt hatte, wurde eine Zeit lang sich selbst überlassen. Zunächst trübte sich die Flüssigkeit, dann trat auf ihrer Oberfläche eine Haut, gebildet aus an einander gereihten Stäbchen, auf; sie reagirte jetzt alkalisch und roch intensiv nach Trimethylamin. Der Extract wurde nun mit Magnesia destillirt, die übergelassenen Dämpfe wurden in Salzsäure aufgefangen, und diese mit Platinchlorid zur Trockene verdampft. Das Gemenge von restirenden Platinchloridverbindungen, unter denen die orangefarbenen Krystalle der Trimethylaminverbindung von den gelben des Platinsalmiaks leicht unterscheidbar waren, wurden mit Alkohol gewaschen und zum Theil zu einer Platinbestimmung verwandt, im andern Theil das Trimethylamin durch seinen charakteristischen Geruch, der bei Behandlung mit Alkalien auftritt, noch einmal nachgewiesen. 0,801 g der Platinverbindungen hinterliessen beim Glühen 0,342 g Platin, entsprechend 42,7 % (gegen 43,91 % im Platinsalmiak). Unter der Voraussetzung, dass keine andern Amine vorhanden waren, berechnen sich in den 0,801 g Platinverbindung 0,139 g Trimethylaminplatinchlorid und 0,662 g Platinsalmiak, entsprechend 0,031 g Trimethylamin und 0,051 g Ammoniak. Der Versuch gelang bei jeder Wiederholung.

Wie leicht der Hopfen bei der Aufbewahrung sich erwärmt, also in Gährung geräth, ist bekannt. Ebenso wie nach den Versuchen



Cohn's über die Ursachen der Selbsterwärmung feuchten Grases und des Stallmists sowie der Baumwolle<sup>1)</sup> beruht auch im Hopfen die Selbsterwärmung auf der Entwicklung von Bakterien; bei einem Versuch in dem von Cohn als Thermophor bezeichneten Apparate stieg die Temperatur des Hopfens in 24 Stunden bis zu 44° C. bei einer zwischen 18 und 20° C. schwankenden Lufttemperatur. In dem benutzten Hopfen fand sich eine reiche Bakterienflora, die fast ausschliesslich aus einem zu der Gruppe der fluorescirenden gehörigen, dem *Bacillus fluorescens putidus* Flügge ähnlichen *Bacillus* bestand, über den an anderer Stelle Näheres mitgetheilt werden soll. Der Hopfen roch während und nach der Selbsterwärmung intensiv nach Trimethylamin, das ganz zweifellos ein Gährungsprodukt des erwähnten *Bacillus fluorescens* ist. Auch auf andern eiweiss- resp. peptonhaltigen Substraten bildet derselbe Trimethylamin. Auch im Hopfen dürften die Eiweissstoffe, welche nicht ganz zwei Drittel der stickstoffhaltigen Bestandtheile ausmachen, das Hauptmaterial zur Entwicklung von Trimethylamin liefern. Ausser ihnen könnte vielleicht noch das im Hopfen theils frei, theils in Lecithinform vorhandene Cholin in Betracht kommen. Der Lecithingehalt eines darauf untersuchten Hopfens betrug, nach der Methode von E. Schulze, Steiger und Maxwell<sup>2)</sup> bestimmt, 0,67 % der Trockensubstanz.

#### IV. Ueber die Abhängigkeit des Blühens der weiblichen Hopfenpflanzen von innern und äusseren Ursachen.

Die Frage nach den ursächlichen Beziehungen der Organbildung speciell auch der Blütenbildung, ist seitens der Pflanzenphysiologie erst in der jüngsten Vergangenheit aufgeworfen, hat indess schon eine umfangreiche Litteratur hervorgerufen, in welcher ein viel versprechender Anfang für die experimentelle Beantwortung dieser Frage gemacht ist. Indem ich bezüglich derselben, insbesondere der älteren Litteratur, auf die interessante Zusammenstellung von Moebius<sup>3)</sup>

1) Ueber Wärmeerzeugung durch Schimmelpilze und Bakterien (Nach einem in der Wanderversammlung der schles. Gesellsch. für vaterländische Cultur in Brieg gehaltenem Vortrage). Sep. S. 4 und 5. — Ueber thermogene Bakterien. Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft XI, 1893, Generalversammlungsheft, S. 66—69.

2) Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung einiger Leguminosensamen. Landw. Versuchs-Stationen. XXXIX. 1891. S. 278.

3) M. Moebius, Welche Umstände befördern und welche hemmen das Blühen der Pflanzen? Mededeelingen van het Proefstation „Midden Java“ the Klaten, Semarang 1892; sowie Biol. Centralblatt 1892, Nr. 21—23.

verweise, nenne ich ausser den Arbeiten von Sachs, auf die im Folgenden wiederholt zurückgegriffen werden muss, nur die jüngsten Arbeiten über den Einfluss des Lichts auf die Bildung der Blüten resp. der Fortpflanzungsorgane überhaupt, welche wir Vöchting<sup>1)</sup> und Klebs<sup>2)</sup> verdanken. Andere Arbeiten werden an passender Stelle herangezogen werden.

Im Jahre 1880 stellte Sachs<sup>3)</sup>, auf die älteren Botaniker Duhamel und Knight zurückgreifend, der herrschenden, rein formalen Morphologie den Satz entgegen, dass die Form der Pflanzentheile der Ausdruck ihrer materiellen Zusammensetzung ist. Dabei hat Sachs allerdings nicht die bekannten, allgemeinen Baustoffe aller Organe, Eiweissstoffe, Kohlehydrate und Fette, im Auge, sondern vielmehr gewisse, vielleicht nur in äusserst geringen Mengen vorhandene spezifisch „organbildende“ Stoffe, welche, etwa analog den Fermentwirkungen, es bewirken, dass die oben erwähnten allgemeinen Baustoffe eben jedesmal ganz bestimmte, nach der Qualität der vorhandenen organbildenden Stoffe wechselnde Formen annehmen; die organbildenden Stoffe bestimmen die Form, welche die Baustoffe annehmen, den Charakter des Organes, zu dem sie sich gestalten. Sachs unterscheidet demnach spross-, wurzel-, blüthenbildende Stoffe u. s. w., die natürlich zunächst eine rein hypothetische Existenz führen.

Die Sachs'sche Theorie ist nicht ohne Widerspruch geblieben, und doch ist sie im Gegensatze zu der Darwin'schen Theorie, der Pangenesis, mit der insbesondere Vöchting und Pfeffer<sup>4)</sup> sie verbinden wollten, eine klare und durchsichtige, vom physikalischen Standpunkte durchaus annehmbare Theorie, die, ohne zu den Unmöglichkeiten der Pangenesis zu führen, doch ebensoviel leistet wie diese, welche ja auch keine Erklärung, sondern nur eine Vorstellung von dem gibt, was sie erklären soll. Gegen den Einwand bezüglich der Bedeutung der stofflichen Qualitäten für die Gestaltung im Organismus, dass mit demselben Messingstück Apparate sehr verschiedener

---

1) Vöchting, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Pringsheims Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik 1893. XXV. Heft 2.

2) Klebs, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biol. Centralblatt 1893. Nr. 21/22.

3) Sachs, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arb. des bot. Inst. Würzburg Bd. II, H. 3, S. 452 ff., H. 4, S. 689 ff. — Ges. Abhandlungen II, 1893, S. 1159 ff. und 1200 ff.

4) Vöchting, Ueber Spitze und Basis an den Pflanzenorganen. Bot. Ztg. 1880, Nr. 35/36, bes. Sp. 609 ff. — Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, S. 175.



Art und Arbeitsweise gebaut werden können, ist zu bemerken, dass die Sachs'sche Theorie eben in der Lage ist, eine Vorstellung davon zu geben, wie es kommt, dass bei der Gestaltung im pflanzlichen Organismus aus denselben Baustoffen unter gleichen äussern Umständen verschiedene Organe gebildet werden. Die organbildenden Stoffe leisten, wenn der Vergleich gestattet ist, eben das, was bei dem Messingstück der Mechaniker leistet, der den Apparat zusammensetzt.

An Sachs, der in verschiedenen Abhandlungen<sup>1)</sup> seine Theorie weiter ausgebaut hat, haben sich andere Forscher mehr oder weniger angeschlossen, zunächst Goebel<sup>2)</sup>, der die Sachs'schen Anschauungen speciell seiner Arbeit über die Füllung der Blüthen zu Grunde gelegt hat. Auch Klebs kommt in der schon oben citirten Arbeit zu ähnlichen Anschauungen wie Sachs. Aus dem Umstande z. B., dass nur unter dem Einfluss stärkerer Beleuchtungsgrade die beblätterten Moosspore an den Sporenvorkeimen der Laub- und Lebermoose gebildet werden, dagegen nicht bei geringerer, aber zur Ernährung noch vollkommen genügender Lichtintensität, bei der die aus vorher beleuchteten Blättern erzogenen Protonemafäden Sprossknospen erzeugen, schliesst er, dass in den Protonemazellen unter dem Einflusse des Lichts gewisse Stoffe entstehen, welche zur Bildung der Moospflänzchen anregen. Im Anschluss an Anschauungen von Naegeli, Darwin, de Vries glaubt Klebs in den Vorkeimzellen organisirte Träger des Sprossbildungsvermögens annehmen zu müssen, auf welche die im intensiven Licht gebildeten „organbildenden“ Stoffe zur Entfaltung ihrer specifischen Thätigkeit anregend wirken, während nach Sachs die organbildenden Stoffe direct das gesammte Protoplasma der Zelle beeinflussen.

Sachs hat übrigens sich nicht mit der Annahme von ganz unbestimmten organbildenden Stoffen begnügt, sondern immerhin anregende Betrachtungen über deren Natur angestellt. Schon in der ersten Abhandlung<sup>3)</sup> macht er darauf aufmerksam, dass es scheine, „als ob die Blüthenbildung von einer fortschreitenden Ansammlung der in der Erde gewöhnlich sehr sparsam vorhandenen Phosphate abhängt“. In

---

1) Sachs, Physiologische Notizen, I, Flora 1892, S. 1 ff. und VII. Ueber Wachstumsperioden und Bildungsreize, Flora 1893, S. 217 ff.

2) Goebel, Ueber die gegenseitigen Beziehungen der Pflanzenorgane, Berlin 1884, S. 21. — Beiträge zur Kenntniss gefüllter Blüthen. I. Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Botanik, XVII, 1886, S. 207 ff., bes. S. 269 ff.

3) Gesammelte Abhandlungen, II, S. 1165.

der zweiten Arbeit<sup>1)</sup> weist Sachs dann auf das Nuclein als diejenige Substanz hin, „welcher die befruchteten Embryonen und die daraus hervorgehenden Vegetationspunkte ihre Gestaltungsfähigkeit verdanken“. Eine Stütze hat diese Theorie dadurch erhalten, dass Auerbach, Rosen, Schottländer<sup>2)</sup> wirklich neuerdings in verschiedenen Organen und zwar zunächst in männlichen und weiblichen Sexualzellen der gleichen Species verschiedene, wenigstens gegen Farbstoffe sich verschieden verhaltende Nucleine auffanden.

Was nun zunächst den Einfluss der Phosphorsäurezufuhr auf die Blütenproduktion betrifft, so ergaben Versuche in Töpfen bis jetzt negative Resultate. Es kamen dabei auf 23 kg Erde (Inhalt jedes Topfes) Düngungen mit 45, 90 und 180 g Phosphorsäure in Form von Thomasmehl zur Anwendung, für Kali- und Stickstoffzufuhr wurde durch Begiessen mit 1 pro mille Salpeterlösung gesorgt. Der Hopfen entwickelte sich, gedüngt und ungedüngt, ganz gleichmässig und, soweit man es von Topfpflanzen verlangen kann, auch normal, zeigte aber nirgends Blütenansatz, obwohl Freilandhopfen nicht selten schon im ersten Jahre blühen, und so auch Schwesterpflanzen der zu den Versuchen benutzten dies im freien Lande thaten. Uebrigens hatten, wie die nachträgliche Analyse ergab, die Pflanzen durchaus nicht im Verhältniss der ihnen gereichten Düngung Phosphorsäure gespeichert; der procentische Gehalt an Phosphorsäure (auf Trockensubstanz bezogen) betrug in den oberirdischen Organen, geordnet nach der zunehmenden Düngung, 0,734 % (ungedüngt) — 0,828 — 0,654 und 0,679 %. Der Versuch war also fehlgeschlagen.

Manche Düngungsversuche des Deutschen Hopfenbau-Vereins führten allerdings auf die Vermuthung, „dass es gerade die Zufuhr von Kali und Phosphorsäure war, welche auf den Doldenansatz hingewirkt hat.“<sup>3)</sup> Es ist dabei indess durchaus nicht ausgeschlossen, dass die infolge der Kali-Phosphat-Düngung ermöglichte bessere Ernährung der Pflanzen auch die Blütenproduktion zugleich mit der

1) Ibid. S. 1224 ff.

2) Auerbach, Zur Kenntniss der thierischen Zellen. Sitzungsber. der kgl. Preuss. Akad. 26. Juni 1890. — Ueber einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Kernsubstanzen. Ibid. 25. Juni 1891. — Rosen, Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen I. Ueber tinktorielle Unterscheidung verschiedener Kernbestandtheile und der Sexualkerne. Beitr. zur Biol. der Pflanzen, V, 3, S. 443 ff. — Schottländer, Beiträge zur Kenntniss der Zellkerne und der Sexualzellen bei Kryptogamen. Ibid. VI, 2, S. 267 ff.

3) Bericht über Düngungsversuche des Jahres 1889 S. 17.



vegetativen Entwicklung gesteigert hat, und das gilt überhaupt von der bei Praktikern viel verbreiteten Ansicht, dass Phosphorsäure-Düngung auf den Blütenansatz besonders begünstigend einwirke<sup>1)</sup>. Inwieweit diese Anschauung begründet ist, harrt noch einer kritischen Prüfung. Aus der Unmenge der vorliegenden Düngungsversuche kann dieser Schluss jedenfalls nicht gezogen werden, da auch in den relativ wenigen, mit genügender Kritik angestellten Versuchen dieser Art der unbekannte Factor: Boden mit seinem uncontrolirbaren Einfluss nicht ausgeschlossen, und es daher nicht festzustellen ist, wie viel von den scheinbaren Erfolgen der Düngung diesem Factor zugeschrieben werden muss. Aus den Versuchen Noll's, deren ausführliche Publikation noch zu erwarten ist<sup>2)</sup>, kann zunächst nur gefolgert werden, dass Phosphorsäurezufuhr zur Unterhaltung des Wachstums nöthig ist, dass insbesondere die embryonale Substanz der Meristeme zu ihrer Vermehrung und Thätigkeit der Phosphorsäure ebenso wie des Stickstoffs<sup>3)</sup> bedarf.

Sachs selbst führt an, „dass die normal erst im zweiten Jahre blühende Runkelrübe auf einem stark mit Phosphorsäure gedüngten Boden häufig schon im ersten Jahre zur Blütenbildung übergehe,“<sup>4)</sup> ohne anzugeben, woher er diese Angabe entnommen hat. Gerade über die Ursachen des „Insamenschiessens“ der Rüben im ersten Vegetationsjahr liegt infolge der Wichtigkeit dieser Frage für die Zuckerfabrikation eine Anzahl von Untersuchungen und Mittheilungen vor, unter denen die gründlichsten die von Rimpau<sup>5)</sup> sind. Rimpau kommt darin zu dem Resultat, dass „jede Verlangsamung oder Unterbrechung des Wachstums während der Keimung sowohl wie gleich nach dem Aufgange oder in späteren Entwicklungsstadien der Pflanze den Samentrieb im ersten Vegetationsjahre zu begünstigen scheint.“ Damit stimmen auch die seither mitgetheilten Erfahrungen, soweit sie mir im Original oder im Referat zugänglich waren, überein. Ueber eine Beförderung des Aufschusses durch Phosphatdüngung berichtet

1) z. B. bei Obstbäumen; vgl. Lucas, Vollständiges Handbuch der Obstkultur, II. Aufl., Stuttgart 1887, S. 98 f.

2) Vorl. Mittheilung im Biol. Centralblatt 1893, S. 382—384.

3) Prantl, Beobachtungen über die Ernährung der Farnprothallien und die Vertheilung der Sexualorgane. Bot. Ztg. 1881, Nr. 46/47.

4) a. a. O. S. 1165.

5) Rimpau, das Aufschiessen der Runkelrüben. Landw. Jahrb. 1876, V, S. 31—45 und 1880, IX, S. 191—203, bes. S. 194. — Vergl. auch Ed. Thausing, Ueber die Ursachen des Schossens der Zuckerrüben. Diss. Leipzig 1892.

nur Proskowetz<sup>1)</sup>, und vielleicht können auch Erfahrungen von Schulz-Lankow<sup>2)</sup> so gedeutet werden. Da aber erfahrungsgemäss starke Phosphorsäuredüngung sehr günstig auf Zuckergehalt und frühe Reife der Rüben wirkt, so wird dieselbe in der Praxis allgemein angewandt, was ja nicht denkbar wäre, wenn dadurch das Aufschliessen befördert würde. Nach Märcker<sup>3)</sup> soll dagegen zu häufiges Düngen mit Chilisalpeter den Aufschuss begünstigen. Bei einem von mir angestellten Versuch, bei welchem kurz vor dem am 27. April erfolgten Legen der Rübenkerne so viel Superphosphat ausgestreut wurde, dass die gegebene Phosphorsäuremenge nicht weniger als 250 kg pro Hektar betrug, eine Menge, wie sie in der Praxis natürlich nicht angewandt wird, war der Aufschuss auf der etwas über 2 Ar grossen Versuchs-parcelle Null ebenso wie auf der angrenzenden Vergleichs-parcelle. Dabei waren die gedüngten Rüben ungemein gross und umfangreich geworden. Der Versuch ist zu vereinzelt, als dass man nach ihm schon die Förderung der Blütenbildung bei Rüben durch Phosphorsäurezufuhr verneinen dürfte, besonders auch desshalb, weil man durch rationelle Samenzucht die innere Disposition zum Aufschliessen vollkommen unterdrücken kann, und weil über den Grad der Disposition zur Erzeugung von Aufschussrüben bei dem benutzten Saatgut nichts bekannt ist. Um ihn festzustellen, wären noch weitere Versuche nothwendig gewesen.

Bessere Resultate gab der Versuch, aus Blütenständen sowie andern Organen des Hopfens das Nuclein zu isoliren und zu vergleichen. Zu diesem Zweck wurden reife Dolden resp. die jungen, rein vegetativen Achselsprosse der unteren Blätter, die bei der Cultur als sogen. Geize ausgebrochen werden, nach dem Trocknen möglichst zerkleinert, wiederholt nach einander mit Wasser, salzsäurehaltigem Wasser und Alkohol extrahirt, dann mit sehr verdünnter Kalilauge ausgezogen, und der alkalische Auszug mit 1 proc. Salzsäure angesäuert, worauf ein flockiger brauner Niederschlag ausfiel, der nach dem Auswaschen mit destillirtem Wasser und darauf erfolgtem Trocknen noch mit Aether und Alkohol extrahirt wurde. Allerdings macht

---

1) E. von Proskowetz, Düngungsversuche zu Zuckerrüben. Mittheilungen des Vereins zur Förderung des landw. Versuchswesens in Oesterreich 1888, H. 3, S. 63—93. Ref. in Biedermann's Centralblatt für Agrikulturchemie XIX, 1890, S. 380 ff.

2) Deutsche landw. Presse 1888 Nr. 3.

3) Die deutsche Zuckerindustrie VII, 1882, Nr. 42, S. 1042.



Schwarz<sup>1)</sup> dieser von Kossel zur Isolirung des Hefe-Nucleins angewandten Methode den Vorwurf, dass das so dargestellte Nuclein keine reine Substanz sein könne, da es eine grosse Zahl von in Alkalien löslichen, in Salzsäure unlöslichen Stoffen im Pflanzenkörper gebe. Indess ist bei dem derzeitigen Stande der physiologischen Chemie es überhaupt kaum möglich, ganz reines Nuclein darzustellen; speciell das dem Nuclein so ähnliche Plastin lässt sich auch dadurch nicht entfernen, dass man die Substanz der künstlichen Verdauung unterwirft. Im vorliegenden Fall kommt es auch nur darauf an, ob die in gleicher Weise isolirte Substanz, von welcher das Nuclein jedenfalls den Haupttheil bildet, chemische und physikalische Verschiedenheiten zeigt, je nachdem es aus den Blüthenständen oder aus den vegetativen Sprossen stammt. Auch wurde, um eine gewisse Controle für den Gehalt des dargestellten Nucleins an anderen Stoffen zu haben, ausser dem Stickstoff- und Phosphorsäure-Gehalt auch der Schwefelgehalt bestimmt. Zu weiteren Bestimmungen reichte das Material leider nicht, da die Ausbeute an „Nuclein“ nur wenige Gramm betrug, obwohl grosse Mengen Rohmaterial in Arbeit genommen wurden.

Physikalisch verhielten sich die dargestellten Nucleine gleich, sie bilden bei der Ausfällung einen flockigen Niederschlag, dessen braunrothe Färbung jedenfalls von einer Beimengung herrührt. Die chemische Analyse der getrockneten „Nucleine“ ergab Folgendes:

E s e n t h ä l t	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> %	N %	S %
Nuclein aus jungen Sprossen . . . . .	3,134	9,04	0,451
„ „ reifen Zapfen . . . . .	0,707	3,23	0,329

Der hohe Schwefelgehalt der Substanzen ist auffällig und kann unmöglich ganz von beigemengten Eiweissstoffen herrühren. So viel ist indess gewiss, dass die Hauptmenge des Niederschlags wirklich aus Nuclein oder vielmehr, wie nach dem Schwefelgehalt wahrscheinlich ist, aus Nucleoalbuminen bestanden hat, und dass diese physiologisch gewiss äquivalenten Körper in verschiedenen Organen auch ihrer chemischen Constitution nach verschieden sind. Leider konnten keine jungen Blüthenstände zur Untersuchung genommen werden; die reifen Zapfen können kaum ohne weiteres mit den jungen Geizen verglichen werden.

1) Fr. Schwarz, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Beitr. zur Biologie der Pflanzen V, 1, S. 226.

Das Resultat der chemischen Untersuchung bestätigt in einem gewissen Sinne die Ergebnisse, zu denen Noll<sup>1)</sup> gekommen ist, dass Phosphorsäure wesentlich nothwendig zur Function und Vermehrung der Meristeme sei; das aus meristemreichen Organen isolirte Nucleoalbumin-Präparat enthält auf 100 Theile Stickstoff beinahe 35, das aus den weiblichen Blüthen dargestellte nur 22 Theile Phosphorsäure.<sup>2)</sup>

Es wäre mehr als voreilig, schon in diesen Ergebnissen eine Bestätigung der Sachs'schen Theorie finden zu wollen. Vor allen Dingen gehörte dazu ausser der Beseitigung der schon im Vorhergehenden aufgeworfenen Bedenken noch der Nachweis, dass die Nucleoalbumine derselben Organe auch stets und bei allen Individuen im Wesentlichen dieselbe Zusammensetzung besitzen, was allerdings wahrscheinlich ist, aber bei dem Uebelstande, dass das dargestellte Präparat keine reine Substanz und der Darstellungsweg ein complicirter ist, doch erst bewiesen werden müsste.

Ueber den Einfluss der Beleuchtung auf die Blüthenbildung habe ich eigene Versuche nicht angestellt. Schon angelegte Blüthenstände scheinen bei Lichtabschluss nicht zur Entfaltung zu kommen, sondern frühzeitig zu Grunde zu gehen.

Um die correlativen Beziehungen der Blüthenstände zu den Laubblättern kennen zu lernen, wurde am 3. Juni, wo noch keine Blüthenstände angelegt waren, der eine von zwei möglichst gleichmässig entwickelten Sprossen einer Pflanze auf ca.  $\frac{1}{2}$  m Länge entblättert, so dass nur der untere Sprosstheil auf ca. 3 m Länge noch normal beblättert war, und nun während der folgenden Wochen durch tägliches Abkneipen der neu gebildeten Blätter dafür gesorgt, dass dieser Spross in seiner obern Hälfte auch blattlos blieb. Er verlängerte sich im Lauf der Vegetationsperiode bis zum Abschluss des Versuches noch um über 1 m. Am 16. Juni zeigten sich an ihm die ersten kleinen Blüthenanlagen, die sich weiterhin derart entwickelten, dass am 30. Juni die untersten Deckblätter der Kätzchen abnorm vergrössert und dunkelgrün gefärbt, aber normal gebaut waren; sie schlossen die ganze Dolde ein, während normal die gegenseitige Deckungsweise der

---

1) a. a. O.

2) Der Versuch, auch aus männlichen Blüthenrispen (von *Humulus japonicus*) in gleicher Weise Nucleoalbumin darzustellen, ergab ein Präparat mit 9,61% Stickstoff und 1,263% Phosphorsäure; da aber trotz sorgsamer Zerkleinerung der Substanz mit Glas im Mörser die Pollenkörner grösstentheils unversehrt waren, ihr Nuclein also wohl nicht abgegeben hatten, ist der Versuch als misslungen zu betrachten.



Nebenblätter der der Schuppen am Tannenzapfen ähnlich ist. Die sonst nur als kleines Spitzchen zwischen den Stipeln der Zapfenachse vorhandene Laubblattanlage ist in allen Kätzchen zum Theil als wahres, in diesem Stadium meist noch unentfaltetes Laubblatt entwickelt; dass dieses nach seiner Entfaltung auch als Laubblatt functionirt, lehrt die Sachs'sche Jodprobe: Ebenso wie die normalen Laubblätter zeigen auch die künstlich erzeugten der Hopfendolden tägliche Speicherung und nächtliche Entleerung der Stärke. Wider Erwarten trugen die Zapfen des entblätterten Sprosses ganz normal entwickelte Blüten mit normalen Sexualorganen, Narben und insbesondere Eichen. In einem Falle hatte sich in der Achsel eines Laubblattes im Kätzchen eine normale Nuss mit wohl ausgebildetem Embryo entwickelt, so dass von einer Correlation derart, dass die vegetative Entartung des Blütenstandes ein Verkümmern der Sexualorgane zur Folge hätte, nicht die Rede sein kann. Die Ausführung des umgekehrten Versuches ist leider unmöglich. Die Vorblätter der Blüten waren auch in den verlaubten Blütenständen normal ausgebildet.

Zunächst lehrt der Versuch, dass die Hochblätter der Kätzchen-  
spindel Hemmungsbildungen von Laubblättern sind, deren Spreiten-  
anlagen verkümmern, und dass zwischen Laubblättern und Hochblättern  
desselben Sprosses eine Correlation derart besteht, dass bei Entfernung  
der ersteren die letzteren als wahre Laubblätter sich ausbilden. Dass  
ein derartiges Verhältniss existirt, ist schon aus den Erfahrungen der  
Praxis geschlossen, welche die Verlaubung der Dolden (Gelte, Narren-  
bildung etc.) als in manchen Jahren für den Ertrag recht schädliches  
Vorkommniss kennt. Sorauer<sup>1)</sup> führt dasselbe schon auf ein unge-  
nügendes Verhältniss des Blattapparats zu der von den Wurzeln auf-  
genommenen Bodennahrung zurück, ein Missverhältniss, das in  
plötzlicher Zufuhr überreicher Stickstoffdüngungen und starker Be-  
wässerung zu Beginn der Blütenperiode oder in Verletzungen des  
Laubapparates durch Blattläuse, Russthau etc. seine Ursache haben  
kann.

Auf die Postfloration hat die Verlaubung der Dolden ebenfalls  
keinen Einfluss, sie erfolgt normal. Seine fixe Lichtlage erreicht das  
Laubblatt trotz der Abwärtsrichtung des Blütenstandes durch Torsion  
des Blattstiels.

Im Anschluss an diesen Versuch mögen noch einige Versuche an  
anderen Pflanzen über den Einfluss der Laubblätter auf die Blüten-

1) Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten I, 1886, S. 263.

entwicklung mitgetheilt werden, die theilweise Wiederholungen der Experimente von Sachs an *Tropaeolum majus*<sup>1)</sup> sind. An sechs Freilandexemplaren dieser Art wurden am 15. August an je einem kräftigen Spross des von Grund auf verzweigten Stammes alle Blätter entfernt und von da an die Operation fast täglich, wenn nöthig, wiederholt. Während Sachs Abnormitäten an den später auftretenden Blüten beobachtete, kamen an den entblätterten Zweigen meiner Versuchspflanzen, von denen nur einer früh, vor dem 11. September, sein Längenwachsthum einstellte, bis zum Schluss des Versuches am 20. Oktober nur normale Blüten zur Entwicklung. Die übrigen 5 Triebe hatten sich bis dahin zum Theil zu über 1 m Länge entwickelt. Ob an dem abweichenden Resultat des Versuches die benutzte Varietät schuld ist oder der Umstand, dass meine Pflanzen am Hauptstamm und den andern Seitensprossen noch reich belaubt und überhaupt als Freilandpflanzen in besserem Ernährungszustande waren als die von Sachs benutzten Topfpflanzen, ist mir unbekannt. An der Folgerung, welche Sachs aus seinem Versuche zieht, wird durch das negative Ergebniss meiner Versuche nichts geändert.

Von besonderem Interesse ist der Ausfall eines Versuches an *Polygonum persicaria*, von dem eine Anzahl Pflanzen, deren terminale Blütenstände in den verschiedensten Entwicklungsstadien sich befanden, stets aber schon sichtbar waren, am 11. September entblättert wurde in der allerdings getäuschten Absicht, so künstliche Vergrünungen der Blüten zu erzeugen. Während die Pflanzen mit schon theilweise geöffneten Blumen normal weiter blühten und erst später, als die zu Anfang des Versuches im Mark des Stammes reichlich gespeicherte, grosskörnige Stärke verbraucht war, ihre Blüten nicht mehr öffneten, pseudokleistogam wurden, zeigten andere, deren Blütenstand bei der Entblätterung eben sichtbar war, grössere Abnormitäten. Der Blütenstand wurde nicht dick walzenförmig, wie normal, sondern hatte das Aussehen der gestreckten dünnen Aehren des *Polygonum hydropiper*, indem aus der Achsel der unveränderten Hochblätter die Blüten einzeln nach einander hervortraten. Abgesehen davon, dass die Blüthe dieser Pflanzen sich nicht öffnete, unterschied sie sich auch durch die Kleinheit aller ihrer Theile von den normalen Blüten des *Polygonum persicaria*; das Perigon war mehr grün gefärbt, die Antheren sehr zartwandig und pollenarm, das Ovarium nur etwa halb

---

1) Sachs, Wirkung des Lichts auf die Blütenbildung unter Vermittelung der Laubblätter. Bot. Zeitung 1864. Ges. Abh. I, 1892, S. 241.



so gross als bei normalen Pflanzen, sonst aber normal. Fruchtansatz wurde allerdings nicht beobachtet. Die Stärke war vollständig aus dem Stengel verschwunden. Danach ist die beobachtete Wirkung der Entblätterung wohl zunächst durch die Ernährungsstörung bedingt.

Die gleiche Pseudokleistogamie, wie sie als Folge der Entblätterung sich zeigte, wird auch durch Wärme- oder Lichtmangel hervorgerufen. In der zweiten Hälfte des Oktober und im November wurde an *Polygonum persicaria* keine geöffnete Blüthe mehr beobachtet; doch waren die Blüthen im übrigen normal gestaltet und setzten auch Früchte an.<sup>1)</sup>

In der Kultur ist ein allgemein angewandtes, nach verbreiteter Annahme die Blütenproduktion des Hopfens begünstigendes Mittel der Schnitt des Wurzelstocks. Gemeiniglich im Frühjahr, seltener im Herbst wird die Krone desselben von Erde entblösst und der letztjährige Zuwachs stark zurückgeschnitten, so dass nur die wenigen, unter der Schnittfläche stehenden Sprossknospen austreiben können. An dem ungestört wachsenden Wurzelstock treiben dagegen fast alle oberen Knospen aus; infolge davon bildet seine Krone im Herbst ein ungemein vielköpfiges, reich verzweigtes Gebilde, an dem wieder zahlreiche Sprossanlagen für das nächste Jahr stehen. Je älter daher die Hopfenpflanze wird, um so ausgedehnter ist der Umfang der Krone ihres Wurzelstocks, in deren Peripherie sich die meisten Knospen befinden. Durch das Absterben der älteren Theile werden die peripherischen Zweige allmählich zu selbständigen Pflanzen. Der Schnitt des Hopfens hat daher zunächst gewiss den Zweck, das radiale Wandern des Hopfenstocks zu verhindern und zu verhüten, dass allzu viele Sprosse gleichzeitig austreiben, und so die einzelnen schwächer entwickelt werden, als wenn die ganzen Reservestoffe des Wurzelstocks zur Ausbildung weniger Sprosse verwendet werden.

Zur Prüfung der Wirkung des Schnittes auf den Blütenansatz<sup>2)</sup> wurden sechs Pflanzen, die in ihrer Stellung und Reihenfolge mit ebensoviel Ende März wie üblich geschnittenen Stöcken abwechselten, nicht geschnitten. Alle trieben gleichzeitig aus; während aber die geschnittenen nur selten mehr als zwei oder drei Sprosse trieben, entstand aus den nicht geschnittenen Wurzelstöcken ein ganzer Busch

---

1) Ueber die Bestäubung von *Polygonum persicaria* L. vergl. H. Müller, Die Befruchtung der Blüten durch Insekten, Leipzig 1873, S. 176—177.

2) Ueber die bisherigen, widersprechenden Erfahrungen vergl. Strebel, Handbuch des Hopfenbaues, Stuttgart 1887, S. 72 ff. sowie Fruwirth, Hopfenbau und Hopfenbehandlung, Berlin 1888, S. 74 ff.

solcher, und nach Beseitigung aller Triebe bis auf zwei der kräftigsten trieben immer neue Knospen an den Basalstücken der diesjährigen Sprosse nach, die sonst ruhend geblieben wären, so dass gegen das Wuchern der Stöcke kaum anzukämpfen war. Dem grossen Stoffverbrauch für die beseitigten Triebe entsprach das Zurückbleiben der belassenen in ihrer ganzen Entwicklung hinter den geschnittenen Stöcken. Am 19. Mai hatten die letzteren schon über 2 m Länge erreicht, während die andern weit dahinter zurückgeblieben waren. Einige an zwei nicht Extreme bildenden Individuen in einem spätern Stadium angestellte Messungen mögen die verschiedene Entwicklung näher beleuchten: Bei der geschnittenen Pflanze kamen auf die unterste, 2 m lange aufsteigende Strecke des Sprosses 9 Internodien, bei der ungeschnittenen 14; die mittlere Blattgrösse betrug bei ersterer 214, bei letzterer 140 qcm, die gesammte Blattfläche des aufsteigenden Sprosstheils also bei ersterer 3852, bei letzterer 3920 qcm; letztere ist aber trotz ungefähr gleicher Blattfläche gegenüber dem Spross des geschnittenen Hopfens doch bezüglich der Ernährung im Nachtheil wegen der grösseren Blattzahl auf gleicher Länge, wodurch die Blätter sich vielmehr gegenseitig beschatten.<sup>1)</sup> Der Quadratmeter Blattfläche bei dem geschnittenen Hopfen wog 344 g, bei dem nicht geschnittenen nur 241 g. Ein Unterschied in der Farbe fiel schon von weitem auf: Die geschnittenen Hopfen waren üppig dunkelgrün, die andern von bleicher, hellgrüner Farbe.

Der Unterschied blieb constant bis zum Ende der Vegetationsperiode und rührt ganz zweifellos von der ursprünglich infolge der zahlreichen Concurrenz schwächeren Ernährung der Triebe her. Mit ihm parallel ging auch ein Unterschied im Doldenansatz, der aber im Versuchsjahre infolge der grossen Dürre überhaupt mehr als viel zu wünschen übrig liess. Während der geschnittene Hopfen Mitte Juni zum ersten Male blühte und Anfangs August wieder einen freilich noch geringeren, zweiten Blüthenansatz zeigte, erzeugten die nicht geschnittenen Stöcke erst Mitte August und nur zum Theil einige wenige Blüthen. Dasselbe Verhalten bezüglich der schwächeren Entwicklung der vegetativen Triebe und des mangelhaften und späten

---

1) Wie sehr durch Beschattung seitens anderer Blätter die Assimilation geschädigt wird, hat Nagamatz durch den Nachweis gezeigt, dass Hopfenblätter, die durch ein anderes Blatt beschattet sind, auch unter den günstigsten Assimilationsbedingungen keine Stärke mehr speichern. (Beiträge zur Kenntniss der Chlorophyllfunction. Diss., Würzburg 1886, S. 21—22; auch Arb. des bot. Inst. Würzburg III, 3, 1887, S. 401.)



Blüthenansatzes wie die im Vorhergehenden geschilderten, nur einmal nicht geschnittenen Pflanzen der Kulturanlage zeigten die nie geschnittenen Hopfen, welche in der Nähe auf dem gleichen Boden standen.

Dass auch die Schwäche des Blüthenansatzes auf die mangelhafte vegetative Entwicklung zurückzuführen ist, halte ich für sicher. Ein Vergleich der Wirkung des Hopfenschnittes mit der des Wurzelschnittes bei Obstbäumen wäre ja schon wegen der morphologischen und physiologischen Ungleichwerthigkeit der geschnittenen Organe ganz unzulässig. Vielmehr halte ich den Vergleich des Hopfenschnitts mit dem Schneiden der Zweige bei Obstbäumen für angezeigt, wodurch ja ebenfalls das vegetative Wachsthum gefördert wird. Während aber bei den Obstbäumen diese Förderung meist auf Kosten des Blüthenansatzes geschieht, ist die Correlation beim Hopfen keine solche. Die Förderung des vegetativen Wachstums hat auch eine solche des Blüthenansatzes zur Folge, was wohl damit zusammenhängt, dass die Blüthenbildung beim Hopfen auf Kosten der in derselben Vegetationsperiode erzeugten Assimilate geschieht. Die Bewurzelung der geschnittenen und nicht geschnittenen Stöcke zeigte, Anfang August untersucht, keinen Unterschied, kann also nicht die Ursache des verschiedenen Verhaltens der Stöcke sein.

Auch wenn Hopfensprosse durch Einknickung, wie es infolge von Windbeschädigung vorkommt, oder dadurch, dass sie gezwungen werden, in widernatürlicher, horizontaler Richtung zu wachsen wie bei den niederen Drahtanlagen überhaupt, in ihrem Wachsthum gehemmt werden, so hat diese Hemmung keine Förderung der reproduktiven Thätigkeit zur Folge, wie es z. B. beim Kaffeebaum der Fall ist, wo geknickte Zweige sich durch besonders reichen Blüthenansatz auszeichnen<sup>1)</sup>, bei Obstbäumen, wo das Befestigen der Zweige in horizontaler Lage oder die Abwärtsbiegung als Mittel geübt wird, um reicheren Blüthenansatz zu erzielen<sup>2)</sup>; eher ist das Gegentheil der Fall, und dies scheint mir der Hauptgrund, wesshalb die sonst für die Behandlung und Ernte so vortheilhaften niederen Drahtanlagen unrationell sind.

Der oben geschilderte günstige Erfolg des Schnittes ist um so weniger zu erwarten, als ja das Schneiden selbst schwächend auf den Trieb wirken muss, indem der Pflanze die in den abgeschnittenen

1) Ernst, Botanische Miscellaneen. Bot. Zeitung 1876, Sp. 36.

2) Vgl. darüber (abgesehen von der gärtnerischen Litteratur) Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich, Bd. II, Bonn 1884.

Theilen gespeicherten Reservestoffe genommen werden. Dass deren Menge nicht gering ist, zeigte ein Versuch, in welchem von 15 Wurzelstöcken die durch den Schnitt abfallenden Theile ca. 10 kg betrugen, auf den Stock also 667 g, die, abgesehen von den gespeicherten Assimilaten, folgende beträchtlichen Mengen der wichtigsten Nährstoffe enthielten:

Stickstoff . . .	6,26 g
Phosphorsäure .	1,25 g
Kali . . . . .	3,55 g.

Karlsruhe, Januar 1894.

---



# Ueber Reactionen der Characeen auf äussere Einflüsse.

Von

Johannes Richter.

## Einleitung.

Es ist hinreichend bekannt, dass pflanzliche Organismen in verschiedener Weise auf äussere Einflüsse reagiren, und zwar sowohl in Bezug auf die Wachsthumsschnelligkeit als auch Gestaltung und Neubildung von Organen. Aufgabe und Zweck der vorliegenden Arbeit war es, die Wirkungen dieser Einflüsse auf die Characeen genauer zu prüfen. Gerade diese Pflanzen mussten als ein sehr geeignetes Object zu derartigen Versuchen erscheinen, da sie einestheils in Folge ihrer reichen morphologischen Gliederung in Wurzel, Stengel, Aeste und Blätter den höheren Gewächsen gleichen, sich aber andererseits durch einen einfachen anatomischen Bau auszeichnen.

Ich benutzte zu meinen Untersuchungen die Species *Chara fragilis* Desv., die ich dem Bassin des hiesigen botanischen Gartens entnahm, ferner führte ich Controlversuche mit *Chara hispida* L. und *Nitella flexilis* Ag. aus.

Zu den Kulturen wurden circa 30—50 cm hohe und 12—15 cm im Durchmesser haltende Glasylinder benutzt, deren Boden einige Centimeter hoch mit gut ausgefaulter Sumpferde bedeckt wurde.

Dann füllte ich die Cylinder mit Wasser an, liess absetzen und drückte einige Charensprosse in den Erdboden.

Schon nach ungefähr 14 Tagen erhielt ich bei mässiger Beleuchtung und Zimmertemperatur kräftige, brauchbare Kulturen.

Für die Kultur von *Nitella* empfiehlt sich eine schwächere Beleuchtung als bei *Chara*.

Zweckmässig ist es auch, die Cylinder stets mit Glasplatten bedeckt zu halten.

## Geotropische und heliotropische Reactionen der Charensprosse.

Setzt man eine Charenkultur der einseitigen Beleuchtung aus, so zeigen die Sprosse schon nach kurzer Zeit eine sehr energische Reaction, indem sie sich dem Lichte zukrümmen. Befestigt man einen abgeschnittenen Charenspross unter Wasser an seinem unteren Ende so zwischen 2 Korken, dass er eine horizontale Lage einnimmt, oder legt man besser eine ganze Charenkultur horizontal und verdunkelt sie dann, so zeigen die Sprosse in kurzer Zeit eine Aufwärtskrümmung.

Ebenso richtet sich bei Charensprossen, die man an einem Korkschwimmer frei im Wasser invers aufgefangen hat, sehr bald die Spitze nach oben.

Es ergibt sich also hieraus, dass die Sprosse von *Chara fragilis* negativ geotropisch und positiv heliotropisch reagiren, was schon Hofmeister<sup>1)</sup> für Characeen nachgewiesen hat.

Betrachtet man die Stellen des Stengels, an welchen diese Krümmungen stattfinden, so zeigt es sich, dass hierbei allein die Internodien betheiligt sind, während sich die Knoten völlig passiv verhalten.

Verfolgt man näher, welche Internodien sich krümmen, so ergibt sich, dass nicht alle die Fähigkeit dazu besitzen.

Die ältesten Internodien verhalten sich völlig indifferent, während sich die jüngeren und hier namentlich das 2. und 3. Internodium von der Spitze aus gerechnet, lebhaft krümmen. Ich muss hierbei bemerken, dass ich bei der Zählung der Internodien dasjenige als das erste bezeichne, welches mit freiem Auge deutlich erkennbar ist, dass ich dagegen die ganz jungen von Blättern umhüllten Internodien unberücksichtigt lasse.

Wie zumeist vermögen also nur die noch wachsenden Theile geotropische und heliotropische Krümmungen auszuführen. An dieser Stelle sei erwähnt, dass das Verhalten von *Chara hispida* L. in allen bisher besprochenen Punkten demjenigen von *Chara fragilis* völlig analog ist.

## Wachstumsverhältnisse.

Unter günstigen Verhältnissen verlängert sich ein Charenspross in 8 Tagen um 3—4 cm. Dieser Zuwachs wird bewirkt durch die Streckung der schon sichtbaren und die Entwicklung der neu sich entfaltenden Internodien. Indem zugleich die alten Internodien ihre

---

1) Wilhelm Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, 1867, pag. 286 u. 289.



definitive Länge erreichen, befinden sich jeweils 3—5 der jüngeren Internodien im Längenwachsthum. Es ergibt sich dies aus nebenstehender Tabelle, in welcher von 10 Charensprossen je unter a die Länge bei Beginn, unter b die Länge bei Schluss des Versuches nach 8 Tagen angeführt ist. Das mit I bezeichnete Internodium war in der Versuchszeit hinzugekommen.

Object	Internodien					
		I	II	III	IV	V
1.	a	—	0,3	1,9	2,7	—
	b	0,4	1,2	2,6	2,7	—
2.	a	—	0,4	1,0	2,3	4,0
	b	0,3	1,0	2,0	2,5	4,0
3.	a	—	0,2	0,9	2,3	3,1
	b	0,2	0,7	1,9	2,4	3,4
4.	a	—	0,1	0,7	2,0	4,0
	b	0,2	0,4	1,5	2,2	4,0
5.	a	—	0,3	1,0	2,2	—
	b	0,3	1,0	1,8	2,2	—
6.	a	—	0,3	1,0	2,4	—
	b	0,3	0,7	1,8	2,4	—
7.	a	—	0,5	1,8	3,0	—
	b	0,5	1,5	2,8	3,3	—
8.	a	—	0,2	0,5	1,5	1,9
	b	0,2	0,5	1,5	1,7	1,9
9.	a	—	0,1	0,5	2,0	3,5
	b	0,2	0,5	1,4	2,5	3,7
10.	a	—	0,2	0,7	2,1	3,0
	b	0,3	1,0	2,0	2,8	3,0

Misst man die Gesamtlänge von kräftig wachsenden Sprossen, constatiert dann nach einer bestimmten Zeit den Zuwachs, schneidet nun die Sprosse ab und hängt sie in normaler Lage frei im Wasser auf, so zeigt sich, wenn man nach derselben Zeit wiederum den Gesamtzuwachs misst, dass eine bedeutende Verlangsamung des Wachsthum in Folge des Abschneidens unter sonst gleichen äusseren Bedingungen stattgefunden hat. Beifolgende Zahlentabelle mag das Gesagte bestätigen.

Es ergibt sich daraus, dass die Sprosse in ihrer Gesamtlänge im unverletzten Zustande innerhalb 8 Tagen um 76,7 % zugenommen hatten, während nach dem Abschneiden nur ein Zuwachs von 11 % zu constatiren war.

Object	Länge der Sprosse beim Beginn des Versuches	Länge der Sprosse nach 8 Tagen	Länge der Sprosse 8 Tage nach dem Abschneiden	Zuwachs im unverletzten Zustande	Zuwachs nach dem Abschneiden	Procentischer Zuwachs im unverletzten Zustande	Procentischer Zuwachs nach dem Abschneiden
I	3,8	7,3	7,8	3,5	0,5	76,7	11
II	3,5	7,5	8,5	4,0	1,0		
III	5,5	8,3	8,8	2,8	0,5		
IV	6,6	9,8	10,5	3,2	0,7		
V	3,5	5,5	6,2	2,0	0,7		
VI	4,5	9,8	11,1	5,3	1,3		
VII	5,0	10,0	11,2	5,0	1,2		
VIII	4,1	6,3	7,5	2,2	1,2		
gesammt	36,5	64,5	71,6	28,0	7,1		

Die Verlangsamung des Wachstums nach dem Abschneiden ist, wie hieraus hervorgeht, eine ganz beträchtliche.

Wollte man sie aus dem in Folge des Schnittes entstandenen Verluste assimilirender Theile und dadurch bedingten Nahrungsmangel erklären, so wäre dem entgegen zu halten, dass, da die Schnitte ziemlich an der Basis des Stengels geführt wurden, ein derartiger Verlust kaum eingetreten sein dürfte.

Es handelt sich hierbei vielmehr um die Wirkung des durch das Abschneiden hervorgebrachten Reizes.

Denn ganz analog kann man an Sprossen anderer Pflanzen eine Retardierung des Wachstums durch Verletzung veranlassen, oder es genügt z. B. bei Keimpflanzen eine Verletzung der Wurzel, um die Wachsthumsschnelligkeit des Stengels zu vermindern. Von einem Mangel an Nährstoffen kann in diesem letzteren Falle wohl nicht die Rede sein, da ja die Cotyledonen voll von Reservestoffen sind.

Hängt man eine Anzahl abgeschnittener Sprosse so in Wasser auf, dass die eine Hälfte sich in normaler, die andere in umgekehrter Verticalstellung sich befindet, so ergibt sich für die invers gestellten Sprosse eine erhebliche Verlangsamung des Wachsens.

Die invers gehangenen Sprosse zeigten an ihren Spitzen eine geotropische Aufwärtskrümmung.

Ich hing 8 Sprosse invers auf, deren Gesamtlänge 75,1 cm betrug, ebenso 8 Sprosse in normaler Stellung von 74,1 cm Gesamtlänge.

Bei den Ersteren betrug der mittlere Zuwachs 3,99 % der Länge, während er bei den Letzteren 6,34 % derselben ausmachte.



Object	Länge	Nach 8 Tagen	Zuwachs	Procent- zahl	Object	Länge	Nach 8 Tagen	Zuwachs	Procent- zahl
I	11,0	11,8	0,8	6,34	I	11,2	11,5	0,3	3,99
II	8,2	8,7	0,5		II	9,5	10,0	0,5	
III	7,2	7,8	0,6		III	9,0	9,3	0,3	
IV	13,2	13,8	0,6		IV	9,1	9,3	0,2	
V	8,8	9,5	0,7		V	10,0	10,6	0,6	
VI	9,0	9,6	0,6		VI	8,5	8,8	0,3	
VII	8,3	8,8	0,5		VII	9,6	10,1	0,5	
VIII	8,4	8,8	0,4		VIII	8,2	8,5	0,3	
gesammt	74,1	78,8	4,7		gesammt	75,1	78,1	3,0	
Normal					Invers.				

Es hatten also die normal aufgehängenen Sprosse vor dem invers. gestellten einen Vorsprung von 2,35 % im Längenwachsthum erlangt.

Man ersieht also, dass das ohnehin ziemlich langsame Wachsthum abgeschnittener Sprosse durch Inversstellung derselben noch wesentlich verzögert wird, eine Erscheinung, die auch schon an anderen Objecten beobachtet wurde.

So von Elfving<sup>1)</sup> an *Phycomyces nitens* und durch Voechting<sup>2)</sup> an den abwärts wachsenden Sprossen der Trauerbäume.

**Bildungsbedingungen der Rhizoiden.**

Die zuletzt aufgeführten Wachsthumerscheinungen stehen, wie unten gezeigt werden soll, im engsten Zusammenhange mit der Rhizoidenbildung, weshalb gleich an dieser Stelle die Untersuchungen, die über die Bildungsursachen der Rhizoiden angestellt wurden, besprochen werden sollen.

Die Rhizoiden der zu den Versuchen verwendeten Charen sind dünne hyaline Zellen, mit lebhafter Protoplasmaströmung, die sich mittelst einer eigenthümlich gestalteten, von A. Braun mit zwei mit den Sohlen gegeneinander gestellten Füßen verglichenen Anschwellung verzweigen und ihren Ausgang in den Blattknoten nehmen.

1) Elfving, Beiträge zur Kenntniss der physiologischen Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen. Act. Soc. scient. Fenn. 1880 pag. 5—17.  
2) Voechting, Bot. Zeitung 1880 pag. 599. Vergl. auch Frank-Schwarz, Der Einfluss der Schwerkraft auf das Längenwachsthum der Pflanzen. Untersuch. aus d. bot. Institut. Tübingen I. pag. 84.

In diesen sind es dicht oberhalb der Blätter stehende und theilweise von oben her zwischen die Ursprungsstellen derselben sich hineinschiebende Zellen, die in Folge ihres äusserst geringen Chlorophyllgehaltes gegenüber den reich mit Chlorophyll ausgestatteten Berindungszellen hyalin erscheinen, welche sich zu den Rhizoiden austülpeln. Legt man abgeschnittene Sprosse von Charen unter Wasser auf Erde oder hängt sie auch frei im Wasser auf, so erscheinen schon nach wenigen Tagen die Rhizoiden, die sich dem unbewaffneten Auge als dünne Fädchen präsentiren.

Die Fähigkeit Rhizoiden zu erzeugen wohnt jedem, selbst dem kleinsten und jüngsten Wirtel inne, denn auch diese treiben, wenn man sie isolirt in Wasser kultivirt, Rhizoiden<sup>1)</sup>.

Wir begegnen hier analogen Verhältnissen wie sie bei den Rhizoiden der Brutknospen von *Marchantia* obwalten<sup>2)</sup>.

Auch bei den Charen sind, ebenso wie bei den Brutknospen, die Austrittsstellen der Rhizoiden, die hyalinen Zellen vorgebildet, und es bedarf nur des äusseren Anstosses, um sie zum Auswachsen zu veranlassen.

Dieser Anstoss nun ist bei den Charen ganz analog denjenigen Reizwirkungen, welche das Austreiben von Reserveknospen an Stämmen nach deren Entblätterung hervorrufen.

Hier wie dort ist die eigentliche Ursache des Austreibens vorgebildeter Anlagen in dem Umstande zu suchen, dass schon vorhandene Organe durch einen äusseren Eingriff verloren gegangen sind und dass deshalb die Neubildung dieser Organe erfolgt.

Dass es in unserem Falle nicht die Verwundung als solche ist, die das Austreiben der Rhizoiden veranlasst, sondern dass der Verlust der bereits gebildeten Rhizoiden die Hauptbedingung dabei darstellt, geht zur Genüge aus der Thatsache hervor, dass man angewurzelte Charen decapitiren, ihrer Aeste und Blätter berauben, kurz verletzen kann wie man will, ohne dadurch an den Sprossen die Bildung von Rhizoiden zu veranlassen.

Die Rhizoiden erscheinen an fast allen Wirteln längerer, isolirter, in irgend einer Lage im Wasser befindlicher Sprosse gleichzeitig, jedoch bilden die allerjüngsten Wirtel hiervon eine Ausnahme. An

---

1) Vergl. Zacharias, Ueber Entstehung und Wachsthum der Zellhaut. — Pringsheim's Jahrbücher f. w. Bot. XX, 1889, pag. 107. — Derselbe. Ueber Kern- und Zelltheilung. Botanische Zeitung, 1888, pag. 51.

2) W. Pfeffer, Symmetrie und spec. Wachsthumursachen. Arbeiten des bot. Instituts Würzburg, Band I, pag. 79.



ihnen konnte ich, wenn sie den Sprossgipfel eines längeren Stengels bildeten, niemals Rhizoiden beobachten, während sie, wenn man sie isolirt, wie oben erwähnt, wohl im Stande sind, sich anzuwurzeln.

Wir begegnen hier einem gewissen Gegensatze zwischen Spitze und Basis, einer Thatsache, welcher Voelckering seine besondere Aufmerksamkeit gewidmet hat.

Wollte man an den Charensprossen keine Verticibasilität annehmen, so wäre diese Erscheinung vielleicht dadurch zu erklären, dass man annimmt, dass hier das Alter der einzelnen Wirtel in Betracht käme und dass bei der Concurrenz verschieden alter Wirtel an denjenigen die Rhizoiden erscheinen, an welchen die grösste Neigung dazu vorhanden ist, also an den älteren.

Hängt man Charensprosse in normaler und inverser Stellung in demselben Gefässe und unter denselben äusseren Bedingungen frei im Wasser auf und vergleicht sie dann in Bezug auf ihre Rhizoidenbildung miteinander, so erhält man ein interessantes Resultat.

Es zeigt sich nämlich, dass die invers gestellten Sprosse viel früher Rhizoiden treiben, als diejenigen, die sich in normaler Lage befinden.

Ja ich konnte sogar an einigen Sprossen, die ich in normaler Stellung frei im Wasser aufgehangen hatte und die aus irgend einem Grunde nach zehn Tagen noch keine Rhizoiden gebildet hatten, schon nach wenigen Tagen Rhizoiden erkennen, nachdem ich sie invers aufgehangen hatte. Inzwischen hatten die zur Controle in normaler Lage gebliebenen Sprosse noch keine Rhizoiden gebildet.

Es sei gleich hier bemerkt, dass alle eben geschilderten, die Rhizoiden betreffenden Vorgänge sich in genau derselben Weise auch bei *Chara hispida* abspielen.

Die Erscheinung, dass die Rhizoiden bei inverser Stellung des Sprosses früher erscheinen, ist jedenfalls im engsten Zusammenhang mit der Thatsache zu bringen, dass in inverser Lage frei aufgehängene Sprosse langsamer in die Länge wachsen, als in normaler Stellung.

Wir haben hier also eine Correlation zwischen Längenwachsthum und Rhizoidenbildung anzunehmen. Die Ursache freilich, warum diese beiden Erscheinungen eintreten, dürfte wohl vorläufig eine offene Frage bleiben.

Während wir bisher nur die Bildung von Rhizoiden an Sprosstücken zu beobachten Gelegenheit hatten, drängt sich nun die Frage auf, ob es nicht möglich ist durch irgend einen Einfluss auch an intacten Charensprossen Rhizoiden hervortreiben zu lassen.

Zu den bezüglichen Versuchen dienten die in etwa 4—5 cm weiten und circa 30—40 cm hohen Cylindern erzogenen Sprosse. Um z. B. den oberen Theil dieser Sprosse in Erde zu bergen, während der untere Theil in Wasser verblieb, wurden die Charensprosse durch einen durchbohrten und mit Paraffin getränkten Kork geführt. Es gelingt dies bekanntlich leicht, indem man von einem durchbohrten und dann halbirten Korke zuerst die eine Hälfte, dann die andere in entsprechender Weise einsetzt.

Da in schlammiger Erde die bedeckten Sprosse leicht absterben und faulen, so wurde die obere Cylinderhälfte mit einem Gemisch aus Sand und Erde gefüllt.

Nach ungefähr 3 Wochen wurde die Erde von den Sprossen entfernt, und es zeigte sich nun, dass an den von der Erde berührten, also den apicalen Wirteln reichlich Rhizoiden gebildet waren, während die unter normalen Verhältnissen in Wasser gebliebenen unteren Wirtel dieselben nicht zeigten.

Dieser Versuch wurde noch in folgender Weise modificirt. In einem weiten, flachen nur etwa 20 cm hohen Glasgefäße wurden Charen kultivirt und, nachdem sie kräftig gewachsen waren, vorsichtig mit ihrem Spitzentheile in die Erde gedrückt, so dass der in Wasser sichtbare Sprosstheil einen Bogen bildete.

Die Seitenäste an frei gebliebenen Wirteln krümmten sich negativ geotropisch, auch erschien bald wieder der mit seiner Spitze in die Erde gedrückte Hauptspross über derselben, und nach einiger Zeit zeigte es sich, dass die in die Erde gedrückten Wirtel reichlich Rhizoiden gebildet und sich im Boden befestigt hatten.

Diese Versuche ergaben nun, dass es möglich ist, auch bei angewurzelten Charensprossen durch Umgebung eines Theiles derselben mit Erde an den bedeckten Wirteln Rhizoiden zu erzeugen.

Es kommen aber bei dem Umgeben mit Erde hauptsächlich 2 Factoren, Dunkelheit und Contact, in Betracht. Die Wirkung derselben einzeln zu prüfen war die nächste Aufgabe. Ich präparirte zunächst in der oben angegebenen Weise eine Reihe Cylinder und verdunkelte den oberen Theil derselben durch mehrfaches Umwickeln und Zubinden mit schwarzem Tuche. Nach 4 Wochen wurden die Umhüllungen abgenommen und es zeigte sich, dass an den jetzt etiolirten Sprossen an allen Wirteln mit Ausnahme der allerjüngsten reichlich Rhizoiden entstanden waren.

Es werden also durch die Dunkelheit allein die Charen veranlasst, Rhizoiden zu erzeugen.



Es handelte sich nun darum, zu untersuchen, in wie weit der Contactreiz allein dieselbe Wirkung hervorzubringen im Stande ist. Es wurden zu diesem Zwecke wiederum einige enge Cylinder präparirt und im oberen Theile mit durchsichtigen Glasperlen aufgefüllt.

Ich verwendete dazu 2 Sorten, von denen die eine circa 2,5—3 mm, die andere nur 1—1,5 mm im Durchmesser hatte. Die letzteren Perlen benutzte ich um einen innigen Contact an möglichst vielen Punkten zu erzielen.

Die Sprosse wuchsen zwischen den Glasperlen ziemlich kräftig weiter, einige brachten es sogar bis zur Bildung von Sexualorganen, und alle zeigten keine Spur von Etiolement, das heisst also Licht fand in genügender Weise Zutritt.

Nach 4 Wochen wurden die Perlen entfernt und es zeigte sich nun, dass an keinem Wirtel Rhizoiden entstanden waren.

Es folgt daraus, dass der Contactreiz allein nicht im Stande ist, Rhizoiden an angewurzelten Charen zu erzeugen.

Fassen wir nun kurz die Resultate, die sich bei den Versuchen über die Entstehungsbedingungen der Rhizoiden ergaben, zusammen, so ergibt sich Folgendes:

I. Rhizoiden werden an abgeschnittenen Sprossen von *Chara fragilis* und *hispida* auch im Licht gebildet, wenn die Verwundung die Wegnahme der schon vorhandenen Rhizoiden zur Folge hatte.

Selbst ganz junge Wirtel sind, wenn man sie isolirt, im Stande Rhizoiden zu bilden.

II. Ferner entstehen Rhizoiden an angewurzelten Charen durch Umgebung mit Erde und durch Verdunkelung.

Letztere Erscheinung bildet ein Analogon zu der von Voechting<sup>1)</sup> beobachteten Bildung von Wurzeln an verdunkelten Theilen des Stengels von *Lepismium radicans*.

III. Contactreiz allein ist nicht im Stande, an angewurzelten Charensprossen Rhizoiden zu erzeugen.

### **Einfluss äusserer Factoren auf die Wachstumsrichtung der Rhizoiden.**

Hatten wir bisher die Entstehungsbedingungen der Rhizoiden kennen gelernt, so wenden wir uns nun der Frage zu, wie die Rhizoiden in Bezug auf ihre Wachstumsrichtung durch äussere Factoren beeinflusst werden.

1) Hermann Voechting, Ueber Organbildung im Pflanzenreiche, Bonn 1878, pag. 148.

Legt man abgeschnittene Charensprosse unter Wasser auf Erde, so dringen die entstehenden Rhizoiden alsbald in den Boden ein, hängt man die Sprosse normal, invers oder horizontal frei im Wasser auf, so gehen die Rhizoiden stets nach unten. Es ist nöthig, hier einige Worte über die Richtung der Rhizoiden gegenüber dem Stengel an frei im Wasser schwebenden Sprossen zu sagen. An einem senkrecht stehenden Stengel bilden die Rhizoiden rings um denselben herum einen Wirtel, indem sie sich nicht senkrecht nach unten wenden, sondern in einem spitzen Winkel von dem Stengel abstehen.

An horizontal im Wasser hängenden Sprossen wenden sie sich, zu Zöpfchen vereinigt, direct nach unten.

Es besitzen also die Rhizoiden der zum Versuche verwendeten Charen eine positiv geotropische Wachstumsrichtung.

Immerhin könnte daneben noch ein von Nährsalzen oder von Erde herrührender, ablenkender Reiz für die Wachstumsrichtung mit in Betracht kommen.

Um die etwaige Wirkung dieses Reizes zu ermitteln, wurde folgender Versuch angestellt.

Ich nagelte auf ein circa 5 cm breites und etwa 20 cm langes, flaches Holzgestell Stramin auf, befestigte auf diesem mittelst der Blätter und Aeste eine Reihe Charensprosse, füllte dann das Gestell mit Erde und hing es horizontal im Wasser auf.

Es wirkte also auf diese Weise der etwa von der Erde herrührende Reiz nicht von unten, sondern von oben her auf die Sprosse ein. Bei der bald beginnenden Rhizoidenbildung ergab sich nun, dass dieselben auch hier nach unten in das Wasser hinein wuchsen.

In der Natur dürfte sich auch die positiv geotropische Richtung der Rhizoiden in den meisten Fällen als die zweckmässigste zur Erlangung der nöthigen Nährsalze erweisen. Ausserdem ist sie sicher die vortheilhafteste, um die Pflanze selbst im Boden zu befestigen.

Ein einseitiges, vielleicht durch die Wirkung der Schwerkraft bedingtes Austreiben der Rhizoiden an horizontal im Wasser liegenden Sprossen, wie solches für manche Wurzeln, z. B. die an horizontal liegenden Weidenzweigen entstehenden bekannt ist<sup>1)</sup>, konnte ich niemals beobachten.

Die Rhizoiden erschienen vielmehr gleichmässig um den ganzen Stamm herum.

---

1) H. Voechting, Ueber Organbildung im Pflanzenreiche, Bonn 1878, pag. 177 u. 182.



Um nun den directen Beweis zu liefern, dass die Rhizoiden wirklich durch die Schwerkraft in ihrer Wachstumsrichtung beeinflusst werden, bediente ich mich des Klinostaten.

Ich befestigte in einer grossen flachen Glascuvette an den beiden schmalen Seiten derselben mittelst Baumwachses je zwei gekreuzte Glasstäbe, deren Kreuzungspunkte als Lager für eine Glaswelle dienten.

Parallel zu dieser Welle wurden 4 lange Charensprosse an Spitze und Basis befestigt und also in horizontaler Lage in langsame Drehung um die Achse versetzt.

Zur Befestigung dienten 2 auf die Glaswelle geschobene Korke, gegen welche die mit Watte umhüllten Sprosstheile durch ein angestecktes Korkstück schwach angedrückt wurden. Ueber dem Wasserbassin befand sich die horizontale Achse des Klinostaten.

Ein auf diese aufgeschobenes ausgekehltes Rad wurde mit einem gleichgrossen auf der Glaswelle im Wasser befestigten Rade durch eine Seiltransmission verbunden und auf diese Weise letztere in eine langsame Umdrehung versetzt.

Durch 2 Kieselsteine, welche an 2 auf der Glaswelle gleitenden Schlingen hingen, wurde ausserdem die Glasachse gegen ihre Lager angepresst erhalten.

An den so in horizontaler Lage rotirenden Sprossen war also die einseitige Wirkung der Schwerkraft eliminirt.

Nachdem zuerst mehrere Versuche durch Abfaulen der Sprosse misslungen waren, erhielt ich endlich, nachdem der Klinostat die Sprosse fast 14 Tage gedreht hatte, ein positives Resultat. Die Rhizoiden gingen nicht, wie das normaler Weise bei horizontal liegenden Sprossen der Fall ist, nach unten, sondern sie standen in der oben für senkrecht stehende Sprosse angegebenen Weise um den Stamm herum, jedoch in Anbetracht der Aufhebung der einseitigen Wirkung der Schwerkraft in einem weniger spitzen Winkel.

Um die Wirkung des Lichtes auf die Rhizoiden kennen zu lernen, setzte ich normal, invers und horizontal frei im Wasser aufgehängene Sprosse der einseitigen Beleuchtung aus und zwar sehr gedämpftem, diffusem und directem Sonnenlichte.

Der Erfolg war in allen Fällen der, dass eine merkliche Abweichung der Rhizoiden von der normalen Lage nicht zu constatiren war. Versuche mit *Chara hispida* ergaben dasselbe Resultat.

Die Rhizoiden der zum Versuche verwendeten Charen reagieren also nicht merklich heliotropisch.

Um die Untersuchungen über die Wachstumsrichtung der Rhizoiden zu vervollständigen, wendete ich mich der Frage zu, ob vielleicht ein Mehr- oder Mindergehalt des umgebenden Mediums an Sauerstoff einen Einfluss ausüben könnte.

Ich bediente mich dazu folgenden Apparates:

In einen circa 5 cm weiten, an beiden Seiten offenen Glascylinder wurde in der Mitte ein circa 1 cm weites, rundes Loch gebohrt. Nun wurden 2 genau passende Korkringe, die mit Pergamentpapier überspannt waren, von den beiden Seiten her in den Cylinder hineingeschoben und einander bis auf circa 2 cm genähert, so dass sich das erwähnte Loch in der Mitte der so gebildeten Abtheilung befand.

Die beiden Öffnungen des Cylinders wurden jetzt vorn mit je einem doppelt durchbohrten Korke geschlossen, in welchem je ein Gaszuleitungs- und ein Ableitungsrohr eingeführt waren.

Jetzt wurde der Cylinder horizontal in Wasser gelegt, so dass sich das schon erwähnte Loch oben befand, und durch dasselbe ein Charenspross mit jungen Rhizoiden hineingebracht und die Rhizoiden möglichst senkrecht in der Mitte eingestellt.

Nun wurde von der einen Seite mittelst eines Gasometers Luft und von der anderen Seite Wasserstoff, der, um ihn von Verunreinigungen zu befreien, durch Kaliumpermanganatlösung gegangen war, eingeleitet.

Die Pergamentwände gestatteten den Gasen die Diffusion bis zu den Rhizoiden, und es wurde auf diese Weise erzielt, dass denselben von der einen Seite ein sauerstoffhaltiges, von der anderen Seite ein sauerstofffreies Gas geboten wurde.

Bei dem ersten Versuche schien nach längerer Zeit eine geringe Abweichung nach dem Luftstrome zu stattgefunden zu haben, während sich die Rhizoiden bei 2 weiteren Versuchen völlig indifferent verhielten.

Wenn auch hiernach ein sicherer Schluss auf die aërotropische Reizbarkeit nicht gezogen werden kann, so ergibt das Experiment doch, dass, wenn bei den Rhizoiden eine Reactionsfähigkeit gegen Sauerstoff vorhanden ist, dieselbe nicht sehr bedeutend sein kann.

### **Untersuchungen über die Entstehungsbedingungen der nacktfüssigen Zweige und Zweigvorkeime.**

Durch Pringsheim<sup>1)</sup> ist bekannt, dass sich an *Chara fragilis* unter gewissen Bedingungen 2 abnorme Sprossarten vorfinden.

1) Pringsheim's Jahrbücher für wissensch. Botanik, III, 1863, pag. 294.



Es sind das die von ihm als nacktfüssige Zweige und Zweigvorkeime unterschiedenen Bildungen.

Die nacktfüssigen Zweige weichen von den gewöhnlichen Zweigen dadurch ab, dass ihr erstes Internodium, also gewissermassen ihr Fuss, nackt ist, d. h. nicht die für die Charen charakteristischen Berindungszellen oder diese wenigstens nur unvollständig und verkümmert besitzt.

Dieses Fehlen der Berindungszellen erstreckt sich bisweilen auch bis auf die Blätter des ersten Wirtels, jedoch findet man hierin die mannigfachsten Modificationen.

Bald sind sämtliche Glieder der Blätter völlig unberindet, bald nur mangelhaft berindet, oder alle Glieder sind bis auf eines völlig berindet, oder alle zeigen mehr oder weniger grosse Defecte in der Berindung.

Das letzte Glied der Blätter ist, wie hier bemerkt werden soll, immer unberindet, auch an normalen Zweigen.

Das nackte Glied der Zweige besitzt reichlich Chlorophyllkörner und lebhafte Protoplasmaströmung. Jedoch findet man an den untersten, im Schlamm steckenden Wirteln der *Chara fragilis* sehr häufig auch nacktfüssige Zweige, deren nacktes Internodium durch das Wachsen im Schlamm und die dadurch bedingte Abwesenheit von Licht nicht grün ist.

Setzt man aber derartige Zweige dem Lichte aus, so entsteht sehr bald reichlich Chlorophyll, und sie gleichen dann, abgesehen von der in Folge des Etiolements meist etwas grösseren Länge des nackten Gliedes, völlig den normalen nacktfüssigen Zweigen.

Man erhält diese etiolirten nacktfüssigen Zweige auch sehr leicht, wenn man lange Charensprosse mit Ausnahme ihrer vorderen Theile in horizontaler Lage flach in ein Gemisch von Erde und Sand vergräbt. An den bedeckten Wirteln entwickeln sich dann diese Zweige ziemlich reichlich.

Die Zweigvorkeime weichen in ihrer äusseren Gestalt noch viel weiter von den gewöhnlichen Seitenzweigen ab.

Sie sind erstens in ihren ganzen Dimensionen viel kleiner und zarter gebaut, als die normalen Zweige.

Ebenso wie diese entstehen sie in den Blattknoten, beginnen aber mit einem chlorophylllosen nackten Internodium, an welchem ein ziemlich mangelhaft ausgebildeter, stets blattloser Knoten sitzt, der meist einige Rhizoiden trägt. An diesen Knoten schliesst sich ein chlorophyllhaltiges nacktes Glied an, welches in einem Blattwirtel seinen Abschluss findet.

Die Blätter dieses Wirtels sind ungleich ausgebildet. Eines nämlich zeichnet sich vor den anderen durch seine Grösse aus und in der Achsel dieses Blattes, welches als Protonema der Charen angesprochen werden kann, da es sich ebenso auch bei keimenden Charen findet, entwickelt sich nun der normale Spross mit berindeten Gliedern.

Die Länge der einzelnen Glieder der Zweigvorkeime ist nun je nach der Varietät von *Chara fragilis* eine sehr verschiedene, namentlich ist die Länge des ersten blassen Internodiums grossen Schwankungen unterworfen.

Der wesentlichste Unterschied zwischen den nacktfüssigen Zweigen und den Zweigvorkeimen ist wohl darin zu suchen, dass die ersteren direct in den eigentlichen normalen Seitenspross übergehen, dass dagegen dieser normale Spross nur als Seitenbildung der Zweigvorkeime anzusehen ist, dass uns also in den Zweigvorkeimen dieselbe Erscheinung, wie bei der Keimung der Sporen selbst, entgegen tritt.

Ueber die Entstehungsbedingungen dieser Bildungen sagt Pringsheim, dass dieselben von selbst an überwinterten Stengeln erscheinen, dass man sie aber auch sonst leicht erhalten könne, wenn man isolirte Wirtel von *Chara fragilis* cultivire.

Ich erhielt bei dem in dieser Weise angestellten Versuche ziemlich reichlich nacktfüssige Zweige, jedoch in etwas längerer, als der von Pringsheim angegebenen Zeit von 8—14 Tagen.

Jedoch ist es nicht nöthig, die Wirtel durch Abschneiden zu isoliren, sondern man erhält, wenn man die einem Wirtel benachbarten Wirtel durch Eingypsen zwischen 2 Glasplatten<sup>1)</sup> im Wachsthum hemmt, auch sehr exact an dem freien Wirtel nacktfüssige Zweige.

Sie entstehen ebenso, wenn man an langen, abgeschnittenen Sprossen die Spitze wie sämtliche Aeste und Blätter zwischen Glasplatten eingypst.

Entfernte ich einfach von abgeschnittenen Sprossen die Spitze und sämtliche Seitenbildungen, so erhielt ich ebenfalls nacktfüssige Zweige.

Auch an *Chara hispida* konnte ich charakteristische nacktfüssige Zweige beobachten.

Sehr häufig findet sich bei dieser Species die auch bei *Chara fragilis* zuweilen vorkommende Erscheinung, dass sich die schon fertigen Berindungszellen in ihrer Gesamtheit loslösen und so sehr leicht zu falschen Deutungen die Veranlassung werden können.

1) Ueber Technik etc. vergl. W. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung der wachsenden Pflanzen, Leipzig 1893, pag. 240.



Es war oben erwähnt worden, dass man bei theilweise flach in Erde vergrabenen Sprossen an den bedeckten Wirteln die etiolirten nacktfüssigen Zweige beobachten kann und es drängt sich die Frage auf, ob jeder der hierbei in Betracht kommenden Factoren, Dunkelheit und Contact, für sich allein im Stande ist, dieselbe Erscheinung hervorzurufen.

Auf folgende Weise wurde das zu ermitteln gesucht:

Ich umwand circa 5 cm weite und etwa 15 cm lange Glasröhren mit schwarzem Wachspapiere, schloss sie an den beiden Seiten mit einem flachen Korke und brachte in einem derselben in der Mitte ein circa 1 cm weites rundes Loch an.

Nun wurden die Cylinder horizontal in Wasser gelegt und Charensprosse bis ungefähr zur Hälfte in dieselben eingeführt, so dass sich der Spitzentheil frei im Wasser befand.

Ich erreichte auf diese Weise die Wirkung der Dunkelheit auf einen Theil der Sprosse unter Ausschluss des Contactes.

Um diesen letzteren für sich allein wirken zu lassen, bettete ich lange Sprosse zwischen die schon oben erwähnten Glasperlen ein.

Es liess sich jedoch in beiden Fällen keine Bildung nacktfüssiger Zweige beobachten.

Von Interesse musste es sein, zu ermitteln, wie sich die nackten Internodien der Zweige betreffs ihrer Berindung verhalten, wenn sie älter werden und die Zweige selbst zu langen Sprossen ausgewachsen sind.

Aus einer grossen Anzahl ausnahmslos übereinstimmender Versuche geht nun hervor, dass eine nachträgliche Berindung der Internodien niemals eintritt, dass sie also für immer nackt bleiben.

Schabt man von berindeten Internodien mittelst des Rasiermessers die Berindungszellen theilweise ab, ohne die Hauptzelle selbst zu verletzen, eine Manipulation, die bei einiger Vorsicht sehr leicht gelingt, und überlässt nun die Sprosse einige Zeit sich selbst, so ergibt die Untersuchung Folgendes.

Es hat keine vollständige Neubildung der entfernten Theile der Berindungszellen stattgefunden, sondern diese haben sich höchstens an den geöffneten Stellen durch Bildung von Zellhaut abgeschlossen.

Die Entstehung von Zweigvorkeimen konnte ich, obgleich ich eine grosse Anzahl von Versuchen anstellte, nur an wenigen Wirteln von *Chara fragilis* beobachten, deren Nachbarwirtel ich eingegypst hatte, und zwar erschienen sie hier erst nach ungefähr 3 Monaten.

Pringsheim hat versucht, auch an *Nitella syncarpa* Zweigvorkeime zu erzielen, aber mit negativem Erfolge.

Die isolirten Wirtel gingen sehr bald Grunde.

Wirtel von *Nitella flexilis*, mit denen ich in derselben Weise operirte, dauerten zwar gut aus, aber ich konnte an ihnen selbst nach 4 Monaten noch keine Zweigvorkeime beobachten.

Ich muss daher von *Nitella flexilis*, wie es Pringsheim mit *Nitella syncarpa* gethan hat, annehmen, dass sie die Fähigkeit, Zweigvorkeime zu bilden, nicht besitzt.

Fasst man die Resultate vorstehender Untersuchungen über die Entstehungsbedingungen der nacktfüssigen Zweige und Zweigvorkeime zusammen, so ergibt sich, dass die letzteren offenbar viel seltener entstehen, als die ersteren, und zu ihrer Entstehung einer längeren Zeit bedürfen.

Das Erscheinen der nacktfüssigen Zweige geschieht unter einer Reihe verschiedener Umstände.

Zuerst, wenn man einzelne Wirtel durch Zerschneiden der Internodien isolirt oder durch Eingypsen verschiedener Knoten erzielt, dass nur noch einzelne Wirtel Spielraum zum Wachsen haben.

Ferner erscheinen die nacktfüssigen Zweige, wenn man an langen Sprossstücken sämtliche Seitenbildungen und die Spitze des Hauptsprosses abschneidet oder eingypst, an den in Erde liegenden Wirteln.

Alle diese Umstände unter denen die nacktfüssigen Zweige und Zweigvorkeime gebildet werden, haben nun das Gemeinsame, dass die normalen Vegetationspunkte verloren gegangen sind.

Dass diese Thatsache von Bedeutung für die Entstehung nacktfüssiger Zweige ist, geht schon daraus hervor, dass an isolirten Wirteln ein schon vorhandener normaler berindeter Zweig weiter wächst und dass erst nach seiner Entfernung nacktfüssige Zweige producirt werden.

Es soll gleich an dieser Stelle des Umstandes Erwähnung gethan werden, dass sich zwar normaler Weise immer nur ein Seitenzweig in einem Wirtel findet, dass aber die abnormen Sprossbildungen in grösserer Zahl auftreten.

Betrachtet man die Umstände, unter denen die abnormen Seitenbildungen in der Natur selbst entstehen, nämlich an abgewinterten Sprossen, so treten uns hier dieselben Verhältnisse entgegen, denn solchen Sprossen sind wohl in den allermeisten Fällen die normalen Vegetationspunkte, sei es durch Thierfrass, Absterben oder irgend eine andere Ursache, verloren gegangen.

Aber es gibt auch noch eine andere Ursache, welche auf die Entstehung, wenigstens der nacktfüssigen Zweige, von Einfluss ist, nämlich eine Umgebung der Wirtel mit Erde.



Sowohl in der freien Natur, als auch beim Experiment ruft dieser Umstand, wie wir sahen, die Bildung nacktfüssiger Zweige hervor.

Wir kommen nun auf Grund der oben erwähnten Thatsache, dass die abnormen Sprossbildungen im Gegensatz zu den normalen in Mehrzahl in einem Knoten entstehen, zu der Annahme, dass jedem Wirtel die Fähigkeit inne wohnt, nicht nur, wie gewöhnlich einen Seitenspross zu produciren, sondern unter gewissen Umständen in der Weise auf einen Reiz zu reagiren, dass diese Bildungsfähigkeit an mehreren Stellen des Wirtels zur Auslösung gelangt und eben eine grössere Anzahl von Seitensprossen, die in der Anlage nicht vorhanden waren, hervorgetrieben wird.

Die Anzahl der an einem Wirtel auftretenden nacktfüssigen Zweige schwankt zwischen zwei und vier, während die Zweigvorkeime in noch grösserer Zahl entstehen.

Dass das Produciren einer grösseren Anzahl von Seitensprossen für die Pflanze von hoher biologischer Bedeutung ist, unterliegt keinem Zweifel. Denn wenn durch den Mangel an Vegetationspunkten die Existenz eines ganzen Sprosses oder einzelner Wirtel in Frage gestellt erscheint, ist es sicherlich für die Erhaltung des Individuums und der Art von grossem Vortheile, wenn an Stelle eines einzigen Seitensprosses, der ja leicht wiederum durch irgend einen Eingriff verloren gehen kann, deren eine grössere Anzahl gebildet werden.

Die Frage, warum wohl in diesen Fällen die Berindung ganz wegfällt oder wenigstens ziemliche Defecte aufweist, muss allerdings vorläufig offen bleiben. Ein Mangel an Nährstoffen dürfte kaum die Veranlassung dazu bilden.

### **Biologische Untersuchungen.**

Es folgt jetzt eine Reihe von Versuchen, welche angestellt wurden, um das Verhalten der *Chara fragilis* in biologischer Hinsicht genauer kennen zu lernen.

#### **Ersatz des Sprossgipfels.**

Zunächst handelte es sich darum, festzustellen, wie die Pflanze auf eine Wegnahme des Hauptsprossgipfels reagiren würde.

Ein solcher Verlust der Sprossspitze kann in der Natur sehr leicht eintreten, und ich selbst konnte ihn in meinen Kulturen häufig beobachten, da gewisse kleine Wasserthierchen hauptsächlich von den Vegetationspunkten der Charen zu leben scheinen.

Es ist eine längst bekannte Thatsache, dass bei einer Fichte, deren Gipfelspross man abschneidet, der nächste oder einer der nächsten

Seitensprosse die Rolle des Hauptsprosses übernimmt, sein Wachstum beschleunigt und negativ geotropisch weiter wächst<sup>1)</sup>.

Dass wir auch bei einer so niedrig stehenden Pflanze, wie *Chara* es ist, demselben Verhalten begegnen, hat ein gewisses Interesse.

Decapitirt man einen angewurzelten Charenspross, so ersetzt ihn meist sehr bald der nächste, manchmal auch ein entfernter stehender Seitenast.

Er verändert seine schräg gegen den Hauptstamm gewendete Richtung, wächst sehr energisch und hat in kurzer Zeit den Gipfelspross völlig ersetzt.

Das stehen gebliebene Stück des angeschnittenen Internodiums fault in der Regel sehr bald ab. Es muss hierbei bemerkt werden, dass bei den Charen für gewöhnlich die Entwicklung der Seitensprosse an den unteren Wirteln beginnt, dass also normaler Weise der unterste älteste Seitenzweig auch der grösste ist.

Nach dem Decapitiren überholt derjenige der Seitensprosse, der die Führung übernimmt, also meist der jüngste und kleinste, die anderen Zweige bald ganz bedeutend im Wachsthum.

Ist vor dem Decapitiren die Existenz eines Seitenzweiges in den nächstfolgenden Wirteln makroskopisch noch nicht zu erkennen, so entwickelt sich doch sehr bald, meist in dem obersten Wirtel, ein Seitentrieb, der zum Hauptspross wird.

Gypst man den Gipfelspross einer angewurzelten *Chara* vorsichtig, ohne ihn irgendwie zu verletzen, zwischen zwei Objectträgern, die durch einen Gummiring zusammengehalten werden, ein und hält dann den Spross durch Aufhängen der Glasplatten in unveränderter Lage aufrecht, so zeigen sich auch hier, wenn auch nach etwas längerer Zeit, dieselben Erscheinungen wie oben.

Es hat also die Wachsthumshemmung des Gipfelsprosses den gleichen Erfolg wie die Entfernung desselben durch Abschneiden.

Zum Beweise dafür, dass wir es hier in der That nur mit einer Wachsthumshemmung zu thun haben, kann der Umstand dienen, dass die eingegypsten Sprosstheile noch nach 4 Wochen und länger lebendig sind, und dass sie, wenn man sie vorsichtig von dem Gypse befreit, auch ihr Wachsthum wieder aufnehmen<sup>2)</sup>.

---

1) Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Leipzig 1882, XXX. Vorlesung, pag. 612.

2) Vergl. auch Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, Leipzig 1893, pag. 351.



### Regenerationsversuche.

Es war oben erwähnt worden, dass jedem, selbst dem kleinsten und jüngsten Wirtel, wenn man ihn isolirt hat, die Fähigkeit inne wohnt, sich zu einem neuen Sprosse zu regeneriren.

Ich versuchte nun, zu ermitteln, in wie weit auch anderen Theilen der Charen, die ja in der Natur durch irgend einen Umstand aus dem Zusammenhange der Pflanze gerissen werden können, diese Regenerationsfähigkeit zukommt.

Ich isolirte zu diesem Zwecke Blätter, Internodien und Rhizoiden durch Abschneiden, konnte aber in keinem Falle, trotzdem ich die Versuche wiederholt ausführte, eine Regenerationserscheinung beobachten.

Die Rhizoiden und Internodien starben sehr bald ab, die Blätter blieben etwas länger lebendig, gingen dann aber auch ohne zu regeneriren zu Grunde.

Ich glaubte nun eher zum Ziele zu gelangen, wenn ich die Knoten eingypste und nur theils Rhizoiden, theils Blätter, theils Internodien ausserhalb des Gypses liess, da auf diese Weise das Oeffnen und Tödten von Zellen vermieden wurde.

Aber auch hiermit erreichte ich nichts.

Die einzelnen nicht mit Gyps umgebenen Theile blieben lange Zeit lebendig, aber das Auftreten irgend eines regenerativen Processes an denselben liess sich nicht constatiren.

Es muss nach dem Ausfall dieser Versuche geschlossen werden, dass nur den Knoten der *Chara fragilis* die Fähigkeit inne wohnt, zu neuen, vollständigen Individuen auszuwachsen, eine Thatsache, die schon von vornherein ziemlich klar erscheint, wenn man bedenkt, dass die Knoten die Ausgangspunkte aller seitlichen Bildungen der Pflanzen sind.

### Zugversuche.

Ich wendete mich jetzt der Frage zu, in wie weit die Zellwände der Charen eine Verstärkung erleiden, wenn sie einem gewissen Zuge ausgesetzt werden.

In der Natur kann gelegentlich durch Wasserströmungen eine Zugspannung herbeigeführt werden. Bei den in dieser Richtung angestellten Versuchen wurde folgendermassen verfahren:

Ich zog über 2 gut abgeschliffene kleinere Objectträger einen festen Gummiring, befestigte an diesem eine Schlinge aus gewachstem Bindfaden und verband diese Schlinge mittelst eines eisernen Häckchens mit einem Bindfaden, der über eine in circa 30 cm Höhe an einem

Stabe angebrachte Rolle lief und an der anderen Seite wiederum mit einem Häkchen versehen war, in welches ein mit einer Bindfadenschlinge versehenes genau tarirtes Reagensglas eingehangen werden konnte.

Da ich zuerst Versuche machen wollte, bei denen die Sprosse allein und nicht auch die Rhizoiden dem Zuge ausgesetzt wurden, so hatte ich bei 2 Kulturen den Boden einige Centimeter hoch mit einer Gypsdecke begossen.

Ich erreichte auf diese Weise, dass die Sprosse fest in der Gypsdecke sassen und die unter dieser befindlichen Rhizoiden von dem Zuge nicht getroffen wurden.

Ich brachte jetzt etwas angerührten Gyps zwischen die beiden Objectträger und fing mit den gesperrten Gläsern die Spitze des Charensprosses, die bald in dem erhärteten Gypse fest sass. Jetzt wurde das Reagensglas eingehangen und der Charenspross stand unter einem gewissen Zuge.

Um die absolute Grösse dieses Zuges in Grammen kennen zu lernen, ist es nöthig, von dem Bruttogewichte des Reagensglases mit Inhalt im Durchschnitt bei allen Versuchen, 4,5 Gramm abzuziehen, denn die beiden Deckgläser sammt Gypsschicht wogen durchschnittlich unter Wasser 4,5 Gramm und dieses Gewicht muss natürlich, da es als Gegengewicht wirkte, von dem Zuggewichte abgezogen werden. Die Reibungswiderstände an der Rolle, sowie die verschiedene Länge der Bindfaden bleiben unberücksichtigt, da eine genaue Messung des absoluten Zuges nicht in meiner Absicht lag.

Es wurden nun zuerst Probeversuche angestellt, indem ich die Reagensgläser mittelst einer Pipette so weit mit Wasser anfüllte, dass das Gesamtgewicht des Zuges je 24, 18 und 16 Gramm betrug.

In allen Fällen rissen die Sprosse meist sehr bald ab und zwar direct unter der Gypsschicht zwischen den beiden Objectträgern.

Ich verfuhr jetzt in der Weise, dass ich zunächst die leeren Reagensgläser als Gegengewicht benutzte und nun zuerst täglich, dann alle 2 Tage ein Gramm Wasser mittelst einer Pipette hineinbrachte.

Ich konnte auf diese Weise den Zug nach und nach steigern, ohne eine plötzliche Vermehrung des Gewichtes und dadurch bedingtes Abreissen zu veranlassen.

Es gelang mir so, die oben angegebenen zunächst Zerreißung bewirkenden Gewichte zu überschreiten und das Ertragen eines Zuges von 26 Gramm zu erzielen.

Benutzte ich an Stelle der mit einer Gypsdecke versehenen Kulturen solche ohne dieselbe, so ergab sich das Resultat, dass sie



denselben Zug auszuhalten im Stande waren, wie die eingegypsten Sprosse.

Erfolgte ein Abreißen, so geschah es auch hier nahe dem Gypse, während die Rhizoiden zwar etwas nachgeben, aber doch genügende Festigkeit entwickelten, um dem Zuge widerstehen zu können.

Nachdem einige Sprosse gegen 4 Wochen lang so gezogen worden waren, untersuchte ich sie mikroskopisch.

Es ist nun eine Thatsache, dass sich bei gewissen Pflanzen die Wirkung des Zuges in einer Verdickung der Zellmembranen und Vergrößerung der mechanischen Gewebe äussert<sup>1)</sup>.

Ich konnte aber bei der mikroskopischen Untersuchung der gezogenen Charensprosse weder eine merkbare Verdickung der Zellen des Stengels noch auch der Wände der Rhizoiden constatiren.

Es geht aus diesen Versuchen hervor, dass die *Chara fragilis* sehr wohl im Stande ist, einem allmählich sich vergrößernden Zuge bis zu einem gewissen Grade Widerstand zu leisten, und dass auch die Rhizoiden genügend fest im Boden eingewurzelt sind, um in solchen Fällen die Pflanze vor dem Herausreißen zu bewahren.

Im Innern der Zellmembranen muss nun unbedingt auch eine Veränderung vor sich gehen, da man ja Charen allmählich an Lasten gewöhnen kann, die bei unvermittelter Einwirkung ein baldiges Reißen der Sprosse veranlassen.

Es scheint demnach, dass sich hier die Wirkung anhaltenden Zuges nicht in einer auffälligen Verdickung der Zellenwände äussert, sondern dass im Innern der Zellmembran eine nicht sichtbare Veränderung vor sich geht.

### Kulturversuche in Kochsalzlösungen.

Dass Charen sich nicht nur im Süßwasser aufhalten, sondern dass sie sich auch bisweilen im Brackwasser finden, ist eine bekannte Erscheinung.

Es lag nun in meiner Absicht zu ermitteln, in wie weit *Chara fragilis* einen Salzgehalt des Wassers auszuhalten vermag. Ich benutzte dazu zwei gleichaltrige kräftige Kulturen, hebte von ihnen das Wasser sorgfältig ab und brachte in die eine von ihnen eine Kochsalzlösung von 0,5 ‰, in die andere eine solche von 1 ‰ Ge-

1) W. Pfeffer, Berichte der kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften math.-physic. Klasse 7. Dec. 1891 über Hegler's Untersuchungen über den Einfluss von Zugkräften auf die Festigkeit und Ausbildung mechanischer Gewebe in den Pflanzen.

halt. Diese Lösungen wurden mit gewöhnlichem Leitungswasser hergestellt.

Während die Sprosse in der letzteren Lösung sehr bald völlig todt und farblos waren, zeigten sie sich in der anderen noch frisch und gesund.

Nach Verlauf von 8 Tagen wurde der Gehalt des Mediums an Chlornatrium durch Zutropfeln einer sehr concentrirten Lösung und sofortiges vorsichtiges Umrühren auf 0,75 % gebracht, je nach weiteren 8 Tagen in derselben Weise auf 1 %, dann 1,25 bis zu 1,5 %. Erst bei dieser Concentration begannen die Pflanzen zu kränkeln und abzusterben.

A. Richter<sup>1)</sup> konnte Charen in 0,5 procentiger Kochsalzlösung ein Jahr lang frisch erhalten, während sie in einer 1 procentigen Lösung nach 4—5 Monaten zu Grunde gingen.

Es war mir also gelungen, durch allmähliche Verstärkung der Concentration die Charensprosse in einer Salzlösung lebendig zu erhalten, die bei sofortiger unvermittelter Einwirkung schon in viel geringerer Stärke die Pflanzen tödtete, denn die Sprosse der abgestorbenen Kultur erholten sich auch nach längerem Stehen nicht wieder. Die von mir als Maximum erreichte Concentration von 1,5 % entspricht ungefähr dem Kochsalzgehalte eines nicht zu salzigen Meeres.

Es ist wohl möglich, dass die *Chara fragilis* in einer noch stärkeren Kochsalzlösung zu gedeihen vermag, wenn man die Concentration noch viel langsamer steigert, oder wenn man Charensprosen in Salzwasser keimen lässt und dann allmählich den Gehalt des Mediums an Chlornatrium erhöht.

Eine Veränderung der in Salzwasser kultivirten Pflanzen, namentlich eine Verdickung der Zellmembran, wie sie Eschenhagen<sup>2)</sup> unter ähnlichen Verhältnissen an Pilzen beobachtete, war ich nicht im Stande festzustellen.

#### Kulturversuche unter hohem Wasserdruck und in feuchter Luft.

Von einigem Interesse dürften noch die Versuche sein, die über das Wachsen der *Chara fragilis* in grösserer Tiefe, also unter höherem Wasserdrucke und im feuchten Raume angestellt wurden.

1) A. Richter, Ueber die Anpassung der Süßwasseralgen an Kochsalzlösung, Flora 1892, pag. 53.

2) Eschenhagen, Ueber den Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration auf das Wachsthum von Schimmelpilzen, Stolp. 1889.



Ich setzte 4 Kulturen zu gleicher Zeit an und zwar eine in einem Gefässe von 40, die zweite in einem solchen von 60, die dritte in einem von 140 cm Höhe, während die vierte in weichen Schlamm gesetzt wurde, der nur etwa 1 cm hoch mit Wasser bedeckt war. In dieser letzteren Kultur wurden an den Wänden des Gefässes Streifen von Filtrirpapier angelegt, die unten in das Wasser tauchten und so für die nöthige Feuchtigkeit der Atmosphäre sorgten. Ausserdem war die Kultur noch sehr sorgfältig mit einer Glasscheibe verschlossen.

Bei der weiteren Entwicklung zeigte es sich, dass die Kulturen I und II in normaler Weise wuchsen, dass jedoch bei III, nachdem nur kurze Zeit ein normales Wachsthum angedauert hatte, eine deutliche Verlangsamung desselben eintrat und die entstehenden Internodien kürzer als gewöhnlich waren.

Die Kultur im Schlamm wuchs ebenfalls, jedoch erhoben sich die Sprosse nur ungefähr 1—2 cm über das Niveau des Wassers, während sie an den Glaswänden des Gefässes, diese als Stütze benutzend, eine etwas grössere Höhe erreichten.

Auch hier waren die an der Luft befindlichen Internodien gedrungener als gewöhnlich.

Uebrigens kann man sehr wohl ausgebildete Sprosse von *Chara fragilis* lange Zeit im feuchten Raume lebend erhalten, wie mir folgender Versuch zeigte.

Ich brachte in einer kräftigen Charenkultur die schon oben erwähnten Fliesspapierstreifen an, fing nun die Sprosse in einer Bindfadenschlinge und befestigte diese an einem über den Cylinder gelegten Holzstabe, so dass die Sprosse dadurch auch ohne Wasser aufrecht erhalten werden mussten.

Nun hebte ich das Wasser ab und brachte die ganze Kultur unter eine grosse Glasglocke, die auf einem mit Wasser gefüllten Teller stand. Es wurde auf diese Weise für die Anwesenheit einer möglichst grossen Menge Wasserdampf in dem Kulturgefässe Sorge getragen. Die Charen blieben wochenlang völlig frisch, zeigten auch ein allerdings sehr geringes Wachsthum und ebenfalls gedrungene neuzugewachsene Internodien. Einige hatten sich beim Wachsen Schlingpflanzen ähnlich um den Bindfaden gewunden.

Eine in feuchter Luft entstandene sonstige abnorme Erscheinung, wie etwa das Auftreten von Rhizoiden, konnte ich nicht beobachten.

Es geht aus diesen Versuchen hervor, dass bei der Kultur von *Chara fragilis* im feuchten Raume eine Verlangsamung des Wachsthums und die Entstehung kurzer gedrungener Internodien zu constatiren ist.

Dass sich dieselben Erscheinungen auch bei der Kultur in sehr tiefem Wasser zeigten, widerspricht eigentlich dem Verhalten der Charen in der freien Natur. Denn man sieht sie hier bisweilen in ziemlich tiefem Wasser wachsen und lange Sprosse treiben.

Vielleicht ist das abweichende Verhalten der Sprosse im vorliegenden Falle darauf zurückzuführen, dass sie in einem ziemlich engen, nur circa 4 cm weiten Cylinder cultivirt wurden und hier vielleicht ein Mangel an Sauerstoff in Wirkung getreten ist.

### Zusammenfassung der Resultate.

Die vorstehenden Untersuchungen ergeben in der Hauptsache Folgendes:

Die Sprosse von *Chara fragilis* Desv. und *Chara hispida* L. sind negativ geotropisch und positiv heliotropisch.

Die Krümmungen erfolgen in den jüngeren, noch wachsenden Internodien. Es fällt also auch hier wie bei den meisten Pflanzen Krümmung mit dem Wachsthum zusammen.

Schneidet man kräftig wachsende Sprosse von *Chara fragilis* am Grunde ab, so bedingt diese Verwundung eine merkliche Verlangsamung des Wachstums.

Invers aufgehängene abgeschnittene Sprosse wachsen noch langsamer als solche in normaler Lage.

Rhizoiden entstehen an verletzten Sprossen von *Chara fragilis* und *hispida*, wenn durch die Verwundung die Wegnahme der vorhandenen Rhizoiden bedingt wird.

Selbst den kleinsten Wirteln wohnt die Fähigkeit inne, wenn sie isolirt sind, Rhizoiden zu erzeugen.

Die Rhizoiden erscheinen an invers aufgehängenen Sprossen schneller als an solchen in normaler Lage.

An angewurzelten Sprossen von *Chara fragilis* entstehen die Rhizoiden durch Umgebung mit Erde oder auch durch Verdunkelung.

Contactreiz allein bedingt ihre Entstehung nicht.

Die Rhizoiden von *Chara fragilis* und *hispida* sind positiv geotropisch und nicht merklich heliotropisch. Ihre aërotropische Reaktionsfähigkeit ist, wenn überhaupt vorhanden, eine sehr geringe.

Die nacktfüssigen Zweige entstehen bei *Chara fragilis* und *hispida* an Sprossen oder einzelnen Wirteln, wenn dieselben ihrer normalen Vegetationspunkte beraubt sind; auch durch Bedeckung mit Erde wird ihre Bildung veranlasst.



Zweigvorkeime entstehen an *Chara fragilis* viel seltener und in längerer Zeit unter denselben Bedingungen.

*Nitella flexilis* besitzt nicht die Fähigkeit, Zweigvorkeime zu erzeugen.

Entfernt man an *Chara fragilis* den Hauptspross durch Abschneiden oder hemmt man ihn durch Eingypsen im Wachsthum, so wird er durch einen Seitenast ersetzt.

Die Fähigkeit, zu neuen Sprossen auszutreiben, wohnt nur den Wirteln inne.

Zugspannung bewirkt, dass Sprosse von *Chara fragilis* allmählich an grössere Lasten gewöhnt werden, als sie ursprünglich zu tragen im Stande sind.

Eine auffällige Verdickung der Zellmembran wird dadurch nicht erzielt.

*Chara fragilis* kann in einer Kochsalzlösung bis zu 1,5 % Gehalt gedeihen.

Bei der Kultur derselben im feuchten Raume findet eine Verlangsamung des Wachstums und eine Verkürzung der Internodien statt.

# Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose.

Von  
Wilhelm Lorch.

In den letzten Jahrzehnten, insbesondere aber in neuerer Zeit, hat sich die biologische Forschung auch den Bryophyten zugewende und namentlich der „Wasserfrage“ ein erhöhtes Interesse abgewonnen. Man war einerseits bemüht<sup>1)</sup>, die Wege kennen zu lernen, welche das Wasser im Inneren und ausserhalb der Moospflanze einschlägt, anderseits suchte man die biologische Bedeutung mancher Organe und Vorrichtungen klarzustellen, die zuvor nur in systematischer Beziehung von gewissem Werthe waren. Ich erinnere nur an die Ohrchen (auriculae) der Lebermoose, für welche Goebel<sup>2)</sup> den Nachweis lieferte, dass sie als Wasserbehälter aufzufassen seien; auch gelang es ihm bei *Frullania dilatata* dadurch die Entwicklung der auriculae künstlich vollständig zu unterdrücken, dass er das Lebermoos in sehr feuchter Atmosphäre cultivierte. Als Vorrichtungen zur Wasserspeicherung bei den Laubmoosen kannte man bisher nur die hyalinen Zellen der Sphagnaceen, Leucobryaceen, weiter die durch die dichte Blattstellung am Stämmchen geschaffenen Capillaren und schliesslich die Fäden und Lamellen der Barbulaarten, bezw. der Pottiaarten und Polytrichaceen, und zwar machte Goebel<sup>3)</sup> zuerst darauf aufmerksam, dass die Lamellen der Polytrichaceen nicht nur für die Assimilation, sondern namentlich auch für die Wasserspeicherung Bedeutung haben, was natürlich auch für die andern analog gebauten Formen gilt. Ich werde weiter unten auf die Ver-

---

1) Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. 1886. — Oltmanns, Ueber die Wasserbewegung in der Moospflanze und ihren Einfluss auf die Wasservertheilung im Boden. Breslau 1884.

2) Goebel, K., Morphologische und biologische Studien. Annales du jardin botanique de Buitenzorg vol. VII u. IX, Pflanzenbiolog. Schilderungen I, Arche-goniatenstudien, Flora 1893, p. 423 ff.

3) Goebel, K., Flora 1893, Heft 5, S. 430.



suche zurückkommen, welche ich auf Veranlassung des Herrn Professors Goebel mit *Polytrichum* anstellte.

Die biologische Gruppe, welche zunächst ins Auge gefasst werden soll, vereinigt alle Laubmoose, welche in ihren Blättern hyaline, inhaltlose Zellen mit perforirten Membranen ausbilden. Hierher gehören die Sphagnaceen, Leucobryaceen und die Arten der Pottiaceengattungen *Calymperes*, *Syrrhopodon* und *Encalypta*. Ueber die Biologie der ersten Familie ist schon eine so reichhaltige Litteratur vorhanden, dass ich hier nicht näher darauf einzugehen genöthigt bin. Es sei nur noch auf eine Beobachtung hingewiesen, die Oltmanns<sup>1)</sup> an der flottirenden oder untergetaucht lebenden var. *plumosum* Russow von *Sphagnum cuspidatum* machte. Er fand nämlich, dass die Perforationen an den Wänden der hyalinen Zellen nicht zur Entwicklung kamen und erklärt diese Erscheinung als eine Folge des Nichtgebrauchs. Es kann die Bildung der farblosen Zellen bei Wasserformen bestimmter *Sphagnum*-Arten sogar ganz unterbleiben (vgl. Goebel, Schilderungen II, 124).

### Leucobryaceae.

*Arthrocnemum*, *Leucobryum*, *Leucophanes*, *Octoblepharum*, *Schistomitrium*, *Spirula*.

Die Blätter der Leucobryaceen unterscheiden sich von denen der Sphagnaceen hauptsächlich durch ihre Mehrschichtigkeit. Ihr Bau ist zuerst eingehend untersucht worden von Mohl (Flora 1838 I; Vermischte Schriften, p. 310). Im Anschluss an seine Untersuchungen über die porösen Zellen von *Sphagnum* theilt er mit, dass er auch bei „*Dicranum glaucum*“ und *Octoblepharum albidum* analoge Bildungen gefunden habe. Er beschreibt die auf den Scheidewänden der farblosen Zellen befindlichen Öffnungen, und gibt an, dass die Aussenwände derselben nicht durchbohrt seien, ebenso werden die engen chlorophyllführenden Zellen als solche erkannt. Unbekannt blieb auffälliger Weise die Entwicklungsgeschichte des Leucobryaceenblattes, deren anatomischer Aufbau so fundamental von dem aller übrigen Laubmoose mit Ausnahme von *Sphagnum* abweicht. Auf Anregung des Herrn Professors Goebel habe ich die Entwicklungsgeschichte der Blätter aller Leucobryaceengattungen untersucht und soll diese zunächst dargelegt werden.

1) Oltmanns, Ueber die Wasserbewegung in der Moospflanze und ihren Einfluss auf die Wasservertheilung im Boden S. 28 u. 29.

# 1. Entwicklung des Blattes von *Leucobryum*.

Bei *Leucobryum vulgare* übernehmen stets mehrere Schichten die Bildung des Blattes, und zwar können wir zwischen einer Chlorophyllschicht (Fig. 1 a), die stets eine Mittellage einnimmt und ent-

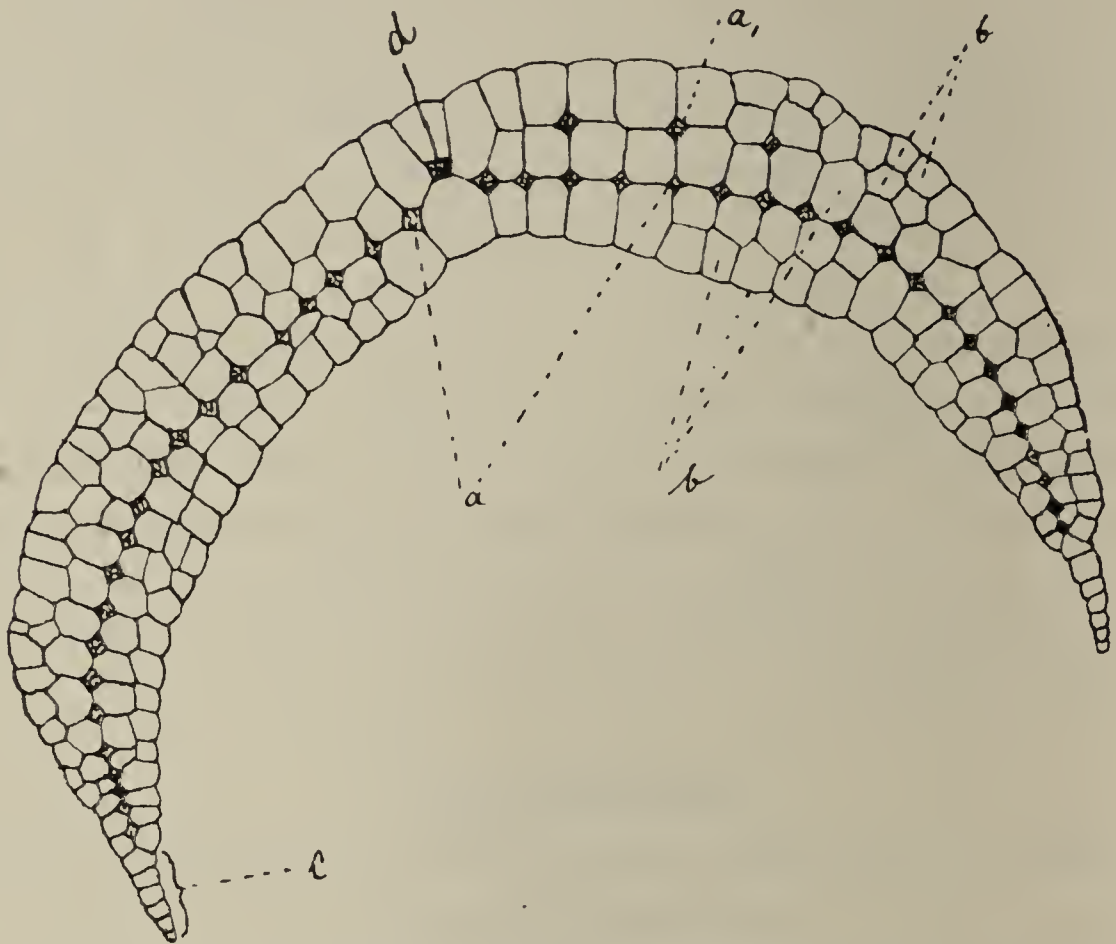


Fig. 1. Querschnitt durch das Blatt von *Leucobryum vulgare*.

sprechend der Krümmung des Blattes in einer gebogenen Fläche liegt, und zwei oder mehr hyalinen Zellschichten (Fig. 1 b), welche Rücken- und Bauchseite<sup>1)</sup> des Blattes zusammensetzen, unterscheiden. An ihrer Basis sind die Blätter dreischichtig, die Zahl<sup>2)</sup> der Schichten wächst nach der Mitte hin (bis acht) und verringert sich nach der Spitze wieder (mindestens drei). Die Chlorophyllzellen sind in der Regel nur in einer Lage vorhanden und erweisen sich, wenn man das Blatt von der Fläche betrachtet, als lange, schlauchförmige Gebilde, die unter einander in Verbindung stehen, auf Querschnitten zeigen sie ein drei- bis sechs-, unter Umständen selbst siebenseitiges Lumen<sup>3)</sup> (Fig. 2 a). In der *Bryologia Europaea* von Bruch und

1) Rückenseite = äussere = convexe Blattfläche, Bauchseite = innere = concave Blattfläche.

2) Nicht 2—4 Schichten, wie Limpricht in *Crypt.-Fl. v. Schlesien* p. 188 angibt. Uncorrect ist der Ausdruck: Blattzellen 2—4schichtig.

3) Nicht von drei- bis vierseitiger Gestalt wie C. Müller behauptet. *Deutschlands Moose* S. 120.



Schimper wird darauf aufmerksam gemacht, dass Blätter mit sehr zahlreichen Schichten, wenn auch äusserst selten, zwei und drei Lagen grüner Zellen besitzen. Limpricht<sup>1)</sup> bestreitet ein solches Vorkommen und gibt an, selbst bei achtschichtigen Blättern immer nur eine Lage chlorophyllhaltiger Zellen gefunden zu haben. Dem gegenüber muss ich betonen, dass ich bei dicken Blättern öfters Gelegenheit hatte, mehrere, bis zu drei Chlorophyllschichten, zu beobachten (Fig. 1 a<sub>1</sub> u. a), sie vertheilen sich auf die zwischen der Mitte und den Rändern des Blattes liegenden Parteen, in der Mitte selbst findet man sie niemals. Die hyalinen Zellen sind in der Regel annähernd isodiametrisch, ihre Gestalt ist sehr wechselnd, jedoch meist hexaëdrisch oder prismatisch. Von der Basis bis ungefähr zur Mitte des Blattes zieht sich ein einschichtiger Saum von wasserhellen Zellen hin (Fig. 1 c).

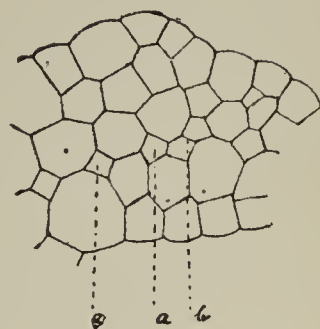


Fig. 2.

Ueber den Verlauf der Chlorophyllzellen im Blatte ist Folgendes zu bemerken. In einer lückenlosen Reihe treten sie aus dem Stämmchen in das Blatt über, entfernen sich im basalen und mittleren Theil desselben ungefähr um ihre Breite von einander, nähern sich dann wieder gegen die Spitze hin und laufen schliesslich in der Endzelle des Blattes zusammen. Die einzelnen Züge endigen nicht blind zwischen den hyalinen Zellen, wie man denken könnte, sondern vereinigen sich vom Rand, im oberen Blatttheil auch von der Mitte her zu wenigen Strängen, die in der Endzelle des Blattes ihr Ende erreichen. Hieraus ergibt sich die Einheitlichkeit des Assimilationssystems, für die noch ein weiterer Beleg später angeführt wird. Je nach der Lage der Chlorophyllzellen ändert sich ihre Länge. Zellen, welche nur wenig länger als breit und fast isodiametrisch sind, begegnen wir im oberen Blatttheil, ihre bedeutendste Länge erreichen sie in der Mitte, nach dem Blattgrunde hin tritt wieder eine merkliche Verkürzung ein, die jedoch nicht von solchem Umfange wie an der Spitze ist.

Ein Blick auf das Blatt lehrt weiter, dass die Chlorophyllzellenzüge auch untereinander, abgesehen von den oben geschilderten Vereinigungsstellen, durch kürzere oder längere Ausstülpungen von grösserer oder geringerer Breite mit einander in Verbindung stehen (Fig. 4 a). Sehr deutlich treten diese Ausstülpungen hervor, wenn man die Blätter zuvor in eine alkoholische Lösung von Congoroth

1) Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz S. 418.

legt, denn das Chlorophyll speichert den rothen Farbstoff in Menge. Man thut gut, die Blätter in der Farbstofflösung auf dem Objectträger etwas zu erwärmen und sie darauf auszuwaschen, bevor man sie der mikroskopischen Untersuchung unterwirft. Die Verbindungen sind in grosser Menge vorhanden, besonders im unteren und oberen Theil des Blattes. Am wenigsten sind die langen Chlorophyllzellen mit derartigen Fortsätzen ausgestattet, während die am Blattgrund oder an der Blattspitze gelegenen Elemente oft mit je drei, vier, selbst fünf solcher Ausstülpungen versehen sind (Fig. 4 a). Im letzteren Falle existiren nach einer Seite zwei Communicationen, die fünfte ist auf der Fläche nicht wahrzunehmen, weil sie mit der aus der Ebene der übrigen Züge herausgerückten Chlorophyllzellenreihe, welche in der Mediane des Blattes und tiefer als die übrigen (falls man das Blatt von der concaven Seite beobachtet) im Blatte verläuft, in Verbindung steht. Auf diese Verhältnisse komme ich weiter unten zurück. Im basalen Theil kommt es häufig vor, dass das Ende einer Zelle mit dem Anfange der nächstfolgenden Zelle des benachbarten Zuges correspondirt. Nicht selten beobachtet man auch, dass die Enden zweier Zellen mit irgend einer Stelle der Nachbarzellen seitlich communiciren. Da die Chlorophyllzellen im fertigen Blatt in der Mehrzahl durch Wände der hyalinen Zellen getrennt werden, glaubt man bei der Betrachtung einer der beiden Blattflächen leere Räume zwischen den verschiedenen grünen Reihen wahrzunehmen. Aus dem, was vorher über die Längenverhältnisse der einzelnen Chlorophyllzellen gesagt wurde, ergibt sich, dass diese scheinbaren Zwischenräume in der Blattmitte lang und schmal, nach der Basis und dem apikalen Blatttheil fast so lang als breit werden. Es geht aus dem Mitgetheilten zur Genüge hervor, dass die Chlorophyllzellen durch diese Brücken in innigem Zusammenhang mit einander stehen und infolgedessen ein einheitliches Assimilationssystem darstellen. *Leucobryum* nimmt also in dieser Beziehung eine Mittelstellung zwischen der Mehrzahl aller Laubmoose und den Arten von *Sphagnum* ein. Bei den meisten Laubmoosen herrscht vollkommene Einheitlichkeit im Assimilationssystem, weil die Chlorophyllzellen nur durch ihre eigenen Membranen von einander getrennt sind, bei *Sphagnum* stossen die grünen Zellen, welche gleich denen von *Leucobryum* an ihrem grössten Umfange durch hyaline Elemente geschieden sind, an gewissen Stellen in kleinen Wänden zusammen, während bei *Leucobryum* sich der Fall in der Weise specialisirt, dass neben den in der Längsrichtung der Chlorophyllzellenzüge gelegenen Querwänden noch seitliche Aus-



stülpungen vorhanden sind. Es liegt auf der Hand, dass diese auf dem Blattquerschnitt daran zu erkennen sind, dass zwei Chlorophyllzellenreihen eine, resp. mehrere Wände gemeinsam haben (Fig. 2 a), während die übrigen grünen Zellen durch die den hyalinen Zellen der Rücken- und Bauchseite angehörigen Membranen von einander getrennt sind (Fig. 1 a). Eine Chlorophyllzelle, die in gleicher Entfernung von einem ihrer Enden nach beiden Seiten durch Fortsätze mit den Nachbarzellen communicirt, muss auf dem Blattquerschnitt, der durch die Ausstülpungen geführt ist, zwei Wände mit den seitlich gelegenen Zellen aufweisen (Fig. 2 b). Von diesen Verhältnissen kann man sich am besten überzeugen, wenn man möglichst dünne Querschnitte durch den Blattgrund oder die Blattspitze macht.

Die Entwicklungsgeschichte des Blattes von *Leucobryum vulgare* zeigt nun, dass die Entstehung der Chlorophyllzellen sich gleichzeitig mit der Bildung zweier hyalinen Zellen vollzieht. Im weiteren Verlauf der Entwicklung stellt sich heraus, dass die Chlorophyllzellen nur geringes Wachstum erfahren, wogegen die hyalinen Elemente ihren Umfang bedeutend vergrössern und durch Aufführung mehrerer Wände den Wasserspeicherungsapparat zu der mächtigen Ausdehnung bringen, wie ihn das fertige Blatt zeigt. Folgende Zahlen sollen über die Grössen- und Wachstumsverhältnisse der Chlorophyll- und hyalinen Zellen im jungen und alten Blatt Aufschluss geben.

a) Junges Blatt.

1. Chlorophyllzelle . . . . .	= 10,78 $\mu$
2. Aeussere hyaline Zelle . . . . .	= 16,94 $\mu$
3. Innere hyaline Zelle . . . . .	= 15,40 $\mu$

b) Altes Blatt.

1. Chlorophyllzelle . . . . .	= 16,94 $\mu$
2. Aeussere hyaline Zelle (aus einer der äusseren des dreischichtigen Blattes entstanden) ( $26,18\mu + 27,72\mu + 8,80\mu$ )	= 62,70 $\mu$
3. Innere hyaline Zellen (aus einer der inneren hyalinen Zellen des dreischichtigen Blattes entstanden) ( $35,42\mu + 33,88\mu$ )	= 69,30 $\mu$

Was nun die speciellen Verhältnisse bei der Entwicklung der Chlorophyllzellen anlangt, so kommt zunächst als ebenso bedeutungsvolles wie interessantes Moment in Betracht, dass sich jene streng nach symmetrischen Gesichtspunkten vollzieht. Die jüngsten Blätter, welche mondsichelförmige Umrissse haben (Fig. 7), sind durch zahlreiche, zarte, antikline Wände (Fig. 3 a a) gekammert. Im Anschluss an diese primären Membranen entstehen die Chlorophyllzellen, bei

deren Entwicklung sich zuerst das oben erwähnte Gesetz geltend macht, indem die zwei parallelen periklinen Wände (Fig. 3a  $\beta$ ), welche in jeder pri-

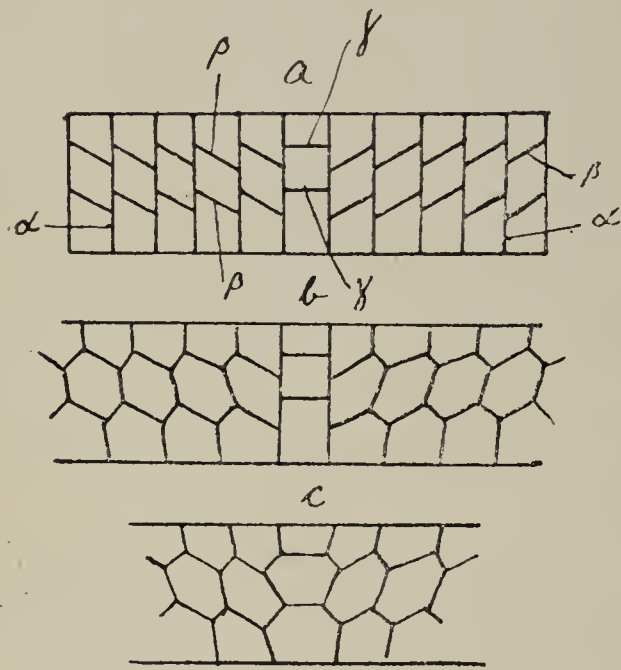


Fig. 3.

ären Zelle aufgeführt werden, beiderseits der Symmetrielinie des Blattquerschnitts eine ganz bestimmte Richtung zu erkennen geben. Auf der von der Mediane links gelegenen Seite streichen je zwei parallele Membranen von links oben nach rechts unten, auf der rechten Seite tritt der umgekehrte Fall ein. Für die mittlere, primäre, in der Mediane selbst liegende Zelle erfordert das Gesetz des symmetrischen Aufbaues, dass zwei Wände zustande kommen, welche mit den seitlichen je einen rechten Winkel einschliessen, was sich auch in der That bestätigt (Fig. 3a  $\gamma\gamma$ ). Die von den periklinen Wänden gebildeten Zellen stellen die Chlorophyllzellen dar. Bezüglich der mittleren Zelle, die wir später aus der Ebene der übrigen Chlorophyllzellenzüge etwas nach der Dorsalseite des Blattes hinausgerückt finden (Fig. 1 d), muss noch bemerkt werden, dass schon bei der Einfügung der beiden periklinen Wände (Fig. 3a  $\gamma$ ) sich ein Schluss auf ihre spätere Lage im Blatte gegenüber den anderen grünen Zellenzügen ziehen lässt. Es treten nämlich die beiden periklinen Wände etwas aus der Fläche der übrigen nach der Dorsalseite des Blattes hervor, wie aus Fig. 7 b b, deutlich zu ersehen ist. Auf die Frage, ob die periklinen Wände ursprünglich schon schiefwinklig zwischen den antiklinen eingefügt wurden, oder ob nicht auch hier, wie bei den Protonema der Laubmoose die Wände anfänglich rechtwinklig an die antiklinen ansetzten, kann ich keine befriedigende Antwort geben. Es müssen also nach dem Gesagten die Lumina der jugendlichen Chlorophyllzellen zu beiden Seiten der Symmetrielinie die Gestalt eines Rhombus oder Rhomboids aufweisen, während die mediane Zelle mit ihren Wänden ein Trapez einschliesst. Dieses ursprünglich vierseitige Lumen erfährt während des weiteren Wachstums des Blattes mehrere Veränderungen. Es durchläuft nämlich noch eine hexagonale Phase, worauf es wieder zur Vierseitigkeit zurückkehrt.

Fragen wir uns, worauf die Umwandlung des vierseitigen Lumens bei jungen Blättern in ein sechseitiges beruhe, so haben wir den



Grund dafür einzig und allein in den ungleichen Wachsthumsvorgängen des jugendlichen Blattes zu suchen. Die Untersuchungen haben ergeben, dass das Blatt in seinem mittleren Theil bedeutend stärker als in den Randpartieen wächst. Da der Rand einschichtig bleibt, so bedarf es nur der Einfügung antikliner Wände, um ihn zu seiner vollen Entwicklung zu bringen. Anders verhält es sich mit dem übrigen, namentlich dem mittleren Blatttheil, der im ausgewachsenen Zustand oft bis aus acht Schichten besteht. Aus den Wachsthumsdifferenzen erklären sich ferner die Knickungen, welchen die antiklinen Wände an den Ansatzstellen der periklinen unterworfen sind, und wodurch die Entstehung des hexagonalen Lumens der Chlorophyllzellen bedingt wird. Jede primäre Membrane erhält bei der Umwandlung des Lumens vier Knickungen (Fig. 3 b), so dass es den Anschein gewinnt, als sei sie aus fünf von einander ganz unabhängigen Wänden zusammengesetzt. Da die periklinen etwas länger als die Stücke sind, welche sie von den antiklinen Membranen abschneiden, so kommt es anfänglich nicht zur Bildung eines regulären sechsseitigen Lumens, welches von drei parallelen Wändepaaren umrahmt wird, deren keins mit dem anderen in Bezug auf Längenverhältnisse übereinstimmt. Die gleich langen Wände nehmen stets eine opponirte Stellung ein. Am meisten weichen die Längenverhältnisse der drei Membranpaare nach dem Rande von einander ab. Diesen hexagonalen Querschnitt behalten die Chlorophyllzellen nur kurze Zeit. Mit dem weiteren Wachsthum des Blattes in tangentialer Richtung ist die Vermehrung der äusseren Schichten verknüpft (Fig. 5).

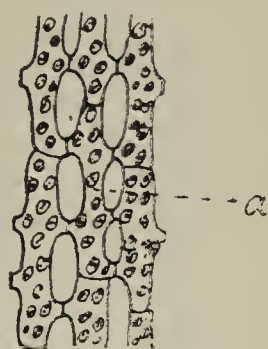
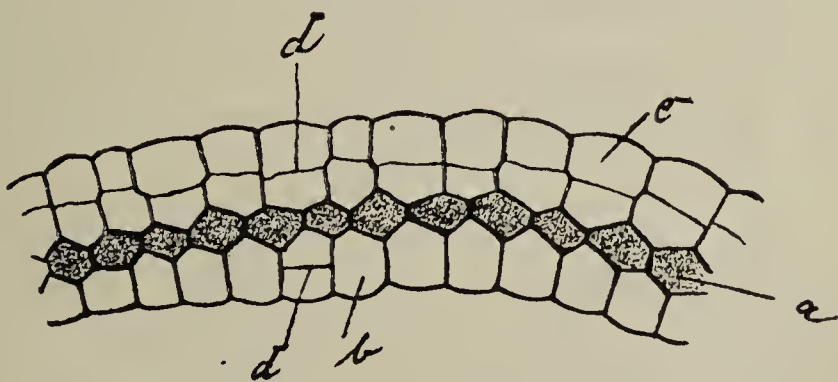


Fig. 4.

Die Anlage neuer perikliner Wände erfolgt zuerst in den Zellen der äusseren Schicht (Fig. 5 d), besonders in den Elementen beiderseits der Symmetrielinie des Blattes. Ueberhaupt nimmt die Entstehung der hyalinen Schichten

Fig. 5. Querschnitt durch ein junges Blatt von *Leucobryum vulgare*.

einen ganz gesetzmässigen Verlauf, indem abwechselnd auf Ventral- und Dorsalseite des Blattes neue Theilungen sich vollziehen. Diese Schichtenbildung dauert aber nur so lange als noch dichter plasmatischer Inhalt die Zellen erfüllt. Von Löchern oder Leisten, wie

sie die hyalinen Zellen des ausgewachsenen Blattes besitzen, ist in den jugendlichen Elementen nichts zu beobachten. Ihre Entstehung hängt von dem Verschwinden des protoplasmatischen Inhalts ab. Es muss dahingestellt bleiben, ob das Plasma durch die Poren austritt, ob es bei der Auf-  
führung von Membranen Verwendung findet, ob es in die Chlorophyllzellen wandert, oder ob es nach dem Stämmchen zurückgeleitet wird. Der Umstand, dass auf medianen Längsschnitten die jüngeren Blätter nur im mittleren oder unteren Theil plasmatischen Inhalt aufweisen, während in den Zellen des oberen Theils der Inhalt verschwunden ist, spricht weniger für den Austritt des Plasmas durch die Perforationen als vielmehr für den Rücktransport zum Stämmchen und eventuelle spätere Verwendung in den jungen Zellen des Vegetationskegels. Auch das Chlorophyll erscheint verhältnissmässig spät. Sehr geringe Quantitäten sind allerdings schon in dreischichtigen jungen Blättern vorhanden, typisch grünen Farbstoff treffen wir jedoch erst nach voller Entwicklung aller Schichten an.

Das Assimilationssystem ist keiner Vergrösserung durch Theilung seiner Elemente fähig, in Vergleich zu den hyalinen Zellen spielt es räumlich eine sehr untergeordnete Rolle. Aus dem fortschreitenden Wachsthum der letzteren erklärt sich die Thatsache, dass das sechseckige Lumen der Chlorophyllzellen in ein vierseitiges übergeht, wie man es auf Querschnitten durch ausgewachsene Blätter vorfindet. Vergewärtigen wir uns, dass bei dreischichtigen jungen Blättern die Zellen der Aussen- und Innenseite mit den mittleren gleich grossen Querschnitt besaßen und dass das Lumen der hyalinen Zellen des fertigen Blattes viel grösser als das der Chlorophyllzellen ist, so drängt sich sofort die Vermuthung auf, dass bei Veränderung des Lumens der grünen Zellen wohl in erster Linie mechanische Vorgänge in Betracht kommen. Diese Vermuthung erwies sich auf Grund der Ergebnisse einschlägiger Untersuchungen als richtig. Durch das ener-



Fig. 6 a.



Fig. 6 b.

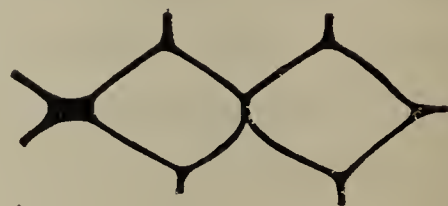


Fig. 6 c.

gische Wachsthum der hyalinen Zellen, namentlich derjenigen, welche unmittelbar an die Chlorophyllzellen anstossen, werden die Membranen, welche diese mit jenen gemeinsam haben, gedehnt (Fig. 6 a, b, c). Hand in Hand damit geht eine Verstärkung derjenigen Chlorophyll-



zellenwände, welche bei der Dehnung nicht in Mitleidenschaft gezogen werden. Diese Dehnung oder Ausziehung ruft eine Verdünnung der Membranen hervor; sie ist sehr bedeutend und steigert sich in den meisten Fällen so, dass die Chlorophyllzellen schliesslich durch eine Membran, welche jetzt zwei benachbarten hyalinen Zellen angehört, getrennt sind. Geschilderter Vorgang, wodurch die seither getrennten hyalinen Zellen in innige Verbindung mit einander gebracht werden, bewirkt das Verschwinden zweier Wände der sechsseitigen Chlorophyllzellen, so dass wir schliesslich im ausgewachsenen ein vierseitiges Lumen auf Querschnitten beobachten. Dieses „Hineindrängen“ der hyalinen Zellen zwischen das Assimilations-

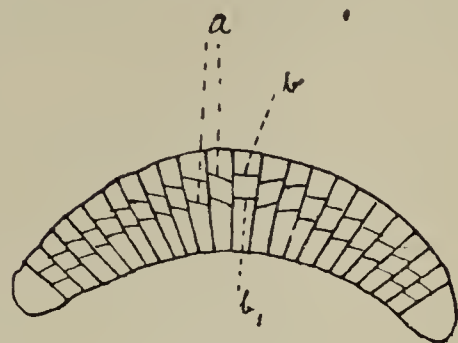


Fig. 7.

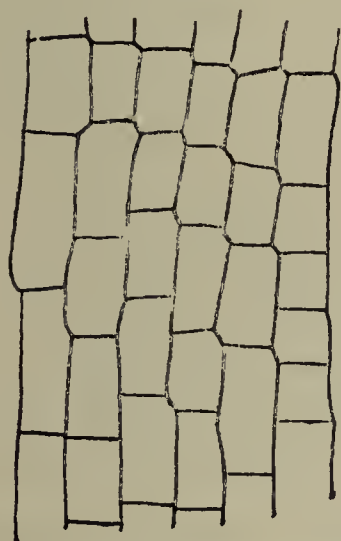
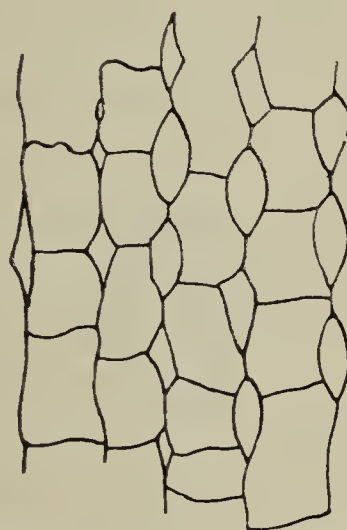
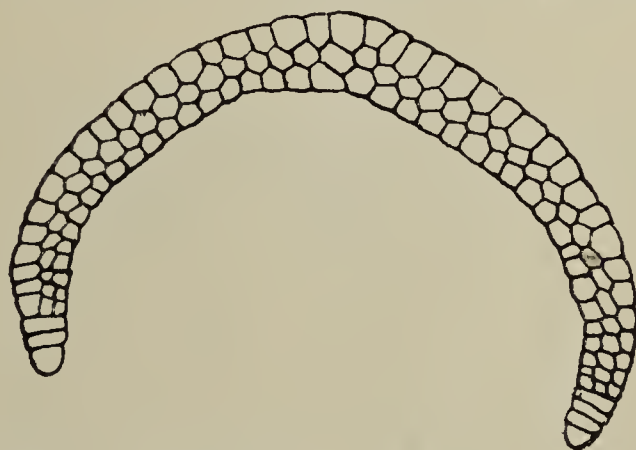


Fig. 8. Basale Partie desselben Blattes.

Fig. 9. Theil eines sehr jungen Blattes von *Leucobryum vulgare*. Obere Partie.

system vollzieht sich nicht gleichzeitig innerhalb der ganzen Blattfläche, sondern beginnt im oberen Theil und setzt sich langsam nach der Mitte und Basis hin fort. Figur 8 führt eine Partie junger Chlorophyllzellen aus der Basis eines Blattes vor, sie bilden noch ein dichtes parenchymatisches Gewebe, dessen Zellen lückenlos aneinanderstossen; Figur 9 dagegen, welche einen Theil der Chlorophyllzellen aus der oberen Region desselben jugendlichen Blattes darstellt, lässt sehr deutlich die Verschiebungen erkennen, welche durch die äussere und innere Schicht herbeigeführt wurden. Die Loslösung der Chlorophyllzellen ist

Fig. 10. Querschnitt durch ein junges Blatt von *Leucobryum vulgare*.

keine durchgreifende, sie bleiben durch Brücken (Fig. 11), welche ich früher als „Ausstülpungen“ und „Fortsätze“ bezeichnete, in Verbindung mit einander. Auf dieser mechanischen Verschiebung beruht auch das Hinausrücken des medianen Chlorophyllzellenzuges aus der gekrümmten Fläche der übrigen Züge. Denselben Entwicklungsgang, wie ich ihn soeben



Fig. 11. In der Trennung begriffene Chlorophyllzellen von *Leucobryum vulgare*.

für das Blatt von *Leucobryum vulgare* geschildert habe, machen alle übrigen Arten derselben Gattung durch, an diese schliessen sich vollkommen die Gattungen *Arthrocnemum*, *Leucophanes*, *Schistomitrium* und *Spirula* an. Bei den letztgenannten drei Gattungen handelt es sich ebenfalls stets um eine die Blattmitte

durchziehende Chlorophyllschicht, auch alle anderen Verhältnisse liegen hier gerade so wie bei *Leucobryum vulgare*. *Arthrocnemum* macht insofern eine Ausnahme, als eine Verzweigung des Chlorophyllsystems

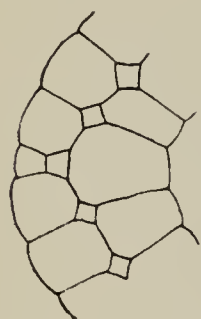


Fig. 12. Chlorophyllzellen in der Mediane des Blattes von *Leucobryum vulgare*.

eintritt, so dass wir das Blatt in seinem oberen Theil mit drei deutlich geschiedenen Chlorophyllzellenlagen ausgestattet vorfinden. Die Entwicklung ist aber genau dieselbe wie bei *Leucobryum vulgare*. Wie aus den Fig. 13—17 incl. zur Genüge hervorgeht, erreichen die Blätter von *Arthrocnemum Schimperii* nach der Spitze bedeutende Dicke. Es ist eine feststehende Thatsache, die noch durch das Beispiel von *Octoblepharum albidum* gestützt wird, dass das Assimilations-system stets der Mächtigkeit des Blattes entspricht. Davon können wir uns überzeugen, wenn wir durch Blätter von *Arthrocnemum Schimperii* successive Querschnitte ausführen. In Fig. 13 a, welche einen Querschnitt durch den Blattgrund dieses

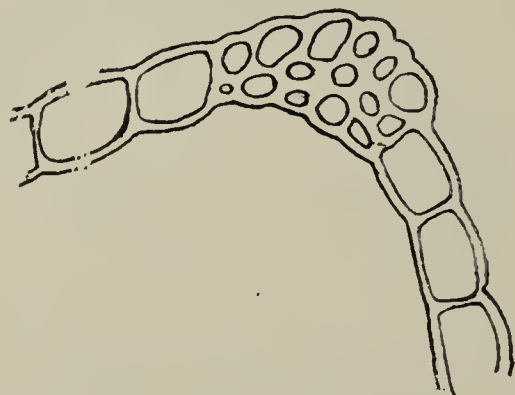
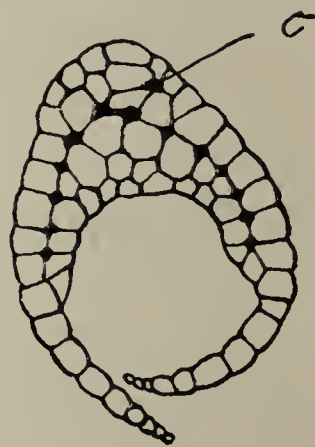


Fig. 13 a.



Eig. 13 b.

Mooses darstellt, ist das Chlorophyllsystem noch auf die Mitte des Blattes als eine Schicht beschränkt. Auf Fig. 13 b lässt sich schon



die erste Abzweigung des Chlorophyllsystems wahrnehmen (bei c). Aus dieser entsteht etwas höher im Blatte eine zweite Schicht von Chlorophyllzellenzügen, die sich auf der Dorsalseite des Blattes hinziehen, wie aus Figur 14 deutlich zu ersehen ist. Figur 15 zeigt

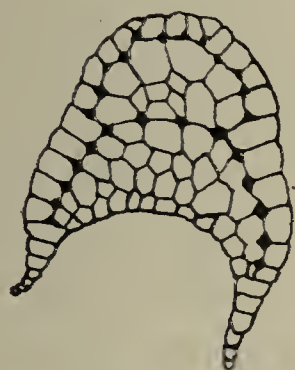


Fig. 14.

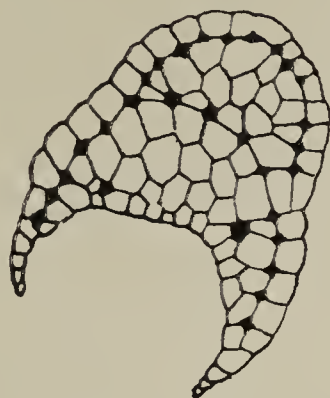


Fig. 15.

schon die ersten Anfänge der dritten, ventralen Schicht assimilirender Zellenreihen, die höher im Blatte zu demselben Umfange wie die an der Bauchseite gelegenen gelangen (Fig. 16 und 17). Diese drei

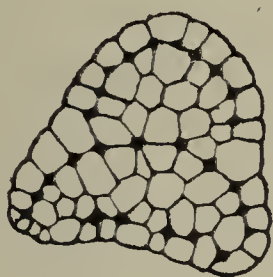


Fig. 16.

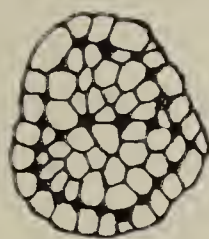


Fig. 17.

Schichten laufen in der Blattspitze zu einer Zelle zusammen. Nur *Schistomitrium* macht eine Ausnahme derart, dass die anfänglich mediane Chlorophyllzellenschicht im mehrschichtigen oberen Blatttheil nach dem Rande hin verschoben wird, die Verzweigung unterbleibt also hier (Fig. 24).

Die Entwicklung des Assimilationssystems, welche auch bei *Arthrocorpus Schimperii* vollständig von den Symmetrieverhältnissen des Blattes beherrscht wird, ist kurz folgende: Zuerst entsteht die mittlere Chlorophyllzellenschicht in der nämlichen Weise, wie ich es früher für *Leucobryum vulgare* dargethan habe. Dass die mittlere Lage sich thatsächlich zeitlich vor den beiden äusseren entwickelt, geht daraus hervor, dass sie diesen gegenüber stets in der Entwicklung vorangeschritten ist und oft schon alle Phasen oft bis zur Sechseckig-, ja selbst bis zur Viereckigkeit ihrer Elemente durchlaufen hat, während zwei sich die übrigen Lagen nur durch die symmetrische Orientirung ihrer periklinen Wände von den übrigen Zellpartieen auf dem Quer-

schnitt unterscheiden. Auch an dem Inhalt und der Dicke der Membranen kann man erkennen, dass die Zellen der mittleren Schicht früherer Entstehung als die der dorsalen und ventralen sind. Die beiden äusseren Schichten communiciren nur durch ihre Randzellen mit den jeweiligen der mittleren Lage, die Elemente einer jeden Schicht stehen durch zahlreiche Brücken in inniger Verbindung miteinander, so dass auch bei *Arthrocorpus Schimperi* der Zusammenhang aller Chlorophyllzellenzüge ausser Frage steht. Vor der Aufführung der parallelen Wändepaare wird der obere Theil des jugendlichen Blattes durch sehr zahlreiche antikline Membranen in sehr langgestreckte Kammern zerlegt. Diese antiklinen Wände sind beiderseits der Symmetrielinie des Blattes etwas gekrümmt. Am stärksten tritt diese Krümmung an den äussersten Wänden hervor.

Eine kleine anatomische Abweichung lernen wir bei einigen Arten der Gattung *Leucophanes*, z. B. *L. cuspidatum*, *Reinwardtianum* u. a. kennen. Blattmitte und Blattränder sind hier nämlich mit einem Strange mechanischer Zellen versehen. Diese entstehen durch Theilung aus je einer Zelle, und zwar ist es in der Blattmitte stets die zwischen der medianen Chlorophyllzelle und Dorsalseite gelegene, am Rande selbstverständlich die Randzelle selbst. Es ist falsch, diese mittlere Partie mechanischer Zellen als Rippe zu deuten, wie C. Müller in Deutschlands *Moose* S. 37 es thut. Es ergibt sich das auch schon daraus, dass beide Ränder in gleicher Weise ausgestattet sind.

#### Entwicklung des Blattes von *Octoblepharum albidum*.

Die eigenartige Orientirung der Chlorophyllzellenzüge im Blatte von *Octoblepharum albidum*, insbesondere ihre höhere Ausbildung im oberen Blatttheil (Fig. 21), ferner die auf Querschnitten hervortretende zickzackförmige Anordnung (Fig. 19) der Chlorophyllzellen, ihr dreiseitiges Lumen (Fig. 19), weiter der Umstand, dass zwei Zellen aus der Ebene der übrigen heraustreten (Fig. 19 d $\alpha$ ), veranlasste mich, auch diese Art einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung zu unterwerfen. Es war zu erwarten, dass der Gang der Entwicklung in den ersten Stadien sich vollkommen mit dem für *Leucobryum vulgare* nachgewiesenen decke, wie es auch durch die Untersuchungen festgestellt wurde; die oben erwähnte stärkere Differenzirung des Assimilationssystems nach der Spitze hin und die zickzackförmige Lagerung der Chlorophyllzellenzüge liessen jedoch die Vermuthung aufkommen, dass mehrere Complicationen in der Entwicklung eingreifen müssten, was sich auch bestätigte.



Aufführung antikliner Wände, Entstehung der periklinen Membranpaare, die mechanische Verschiebung und die durch sie bedingte Sechsseitigkeit: Diese vier Entwicklungsstadien macht auch die Chlorophyllzelle bei *Octoblepharum albidum* durch.

Die nächste Complication nun, auf welcher besonders die spätere zickzackförmige Anordnung der Chlorophyllzellen beruht, wie man dies auf jedem Querschnitt durch das fertige Blatt beobachtet, besteht darin, dass innerhalb der sechseitigen Chlorophyllzellen Wände eingeschaltet werden in der Weise, dass sie im linken Blatttheil von rechts oben nach links unten und im rechten Blatttheil von links oben nach rechts unten die Zelle durchsetzen (Fig. 18  $\alpha$  e e und Fig. 22 z und u). Diese neuen Membranen schneiden von den beiden Wänden ungleiche Stücke ab und macht sich auch in dieser Beziehung auf beiden Blattseiten eine wahrhaft verblüffende Symmetrie geltend. Wie aus den Figuren 18  $\alpha$  und 22 hervorgeht, setzt sich die neue Membran so

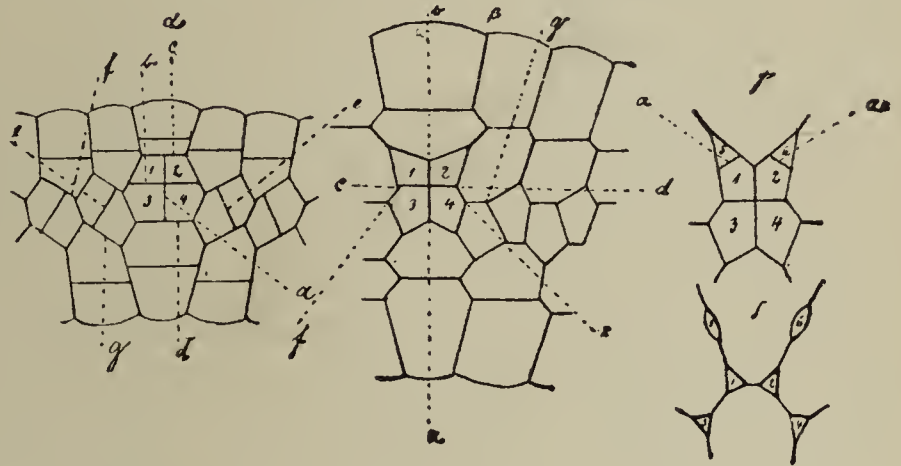


Fig. 18.

beispielsweise der linken Blattseite die äussere Parallelwand (d. h. die dem Rücken des Blattes zugekehrte) derart theilt, dass das kürzere Stück der Symmetrielinie zugekehrt ist (Fig. 18  $\alpha$  f), bei der inneren Parallelwand liegt das grössere Stück auf der Seite der Symmetrielinie (Fig. 18  $\alpha$  g). In derselben Weise verhalten sich die neuen Membranen auf der rechten Blattseite. Sie theilen also die Parallelwände so, dass die auf der Innenseite gelegenen ihren grösseren Abschnitt und die auf der Aussenseite liegenden ihren kürzeren Abschnitt der Symmetrielinie zuwenden. Die ursprünglich sechseitige Zelle ist in je zwei fünfseitige (Fig. 22  $\alpha$  und  $\beta$ ) zerlegt worden. Die Einfügung der neuen Wand vollzieht sich jedoch nicht in allen Chlorophyllzellen, denn die in der Nähe des Blattrandes befindlichen erfahren keine weitere Septirung (Fig. 22 d). Gleichzeitig mit den Chlorophyllzellen vermehren sich auch die primären hyalinen Zellen durch Theilung, sowohl auf der inneren wie äusseren Blattseite. Bezüglich der Chlorophyllzellen muss noch hervorgehoben werden, dass nach Aufführung der neuen Wände Wachstumsdifferenzen zur Geltung

kommen, die in der Einschnürung je zweier Parallelwände ihren Ausdruck finden (Fig. 18  $\beta$  g). Nicht nur bei den Chlorophyllzellen, sondern auch bei der Entwicklung der hyalinen Zellen beherrscht die Symmetrie des Blattes die Anlage und Richtung der Membranen (Fig. 18  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  und Fig. 22). Interessant ist die Entwicklung der medianen Zelle. Bevor ich jedoch darauf eingehe, muss ich erwähnen, dass es falsch ist, von zwei medianen Chlorophyllzellen zu reden, denn es sind thatsächlich deren vier, von denen zwei aus der Fläche der übrigen hinausrücken. Im günstigsten Fall kann sich die Zahl der medianen Chlorophyllzellen sogar auf sechs erhöhen, wie Querschnitte durch die Blattspitze beweisen. Die mediane Zelle hatte wie die übrigen anfänglich eine vierseitige Gestalt, welche sich durch die Verschiebung in eine sechsseitige umwandelte. Sie theilt sich durch zwei senkrecht zu einander stehende Wände (Fig. 18  $\alpha$  a und b; dessgl. Fig. 22 a und b) in vier Quadranten (Fig. 18  $\alpha$  1, 2, 3, 4; dessgl. Fig. 18  $\beta$  1, 2, 3, 4). Die in der Symmetrielinie streichende Wand (Fig. 18  $\alpha$  a) halbt die beiden tangentialen Membranen (Fig. 18  $\alpha$  c und d), während die zu ihr gekreuzte parallel zu letzteren etwas nach der Dorsalseite des Blattes verschoben ist. Wächst das Blatt, so verursachen die gekreuzten Wände Einschnürungen an den Membranen, mit denen sie im Zusammenhang stehen (Fig. 18  $\beta$  a, b, c, d, e und f). Die ursprünglich sechsseitige Zelle sehen wir jetzt in zwei fünfseitige (Fig. 18  $\beta$  3 und 4 und Fig. 22 3 und 4) und zwei vierseitige Zellen (Fig. 18  $\beta$  1 und 2, dessgl. Fig. 22 1 und 2) zerlegt. Die Zellen 1 und 2 können sich nochmals durch Aufführung einer Wand (Fig. 18  $\gamma$  a a) theilen, so dass wir die ursprünglich hexagonale Zelle am Ende ihrer Entwicklung in sechs Theilzellen gespalten vorfinden. In der Ebene der übrigen Chlorophyllzellen bleiben nur die Zellen 3 und 4; 1, 2, 5 und 6 (Fig. 18  $\delta$ ) erfahren eine Verschiebung nach der Blattrückenseite.

Verfolgen wir die allgemeine Entwicklung des jungen Blattes, so entgeht uns nicht, dass auf der äusseren Blattseite die hyalinen Zellen sich durch Theilung stärker als die der inneren Seite vermehren. In gleicher Weise verhalten sich die Chlorophyllzellen, denn nur auf die Dorsalseite des Blattes erstreckt sich die weitere Vergrösserung des Assimilationssystems, nach der Ventralseite ist die Entwicklung vollständig abgeschlossen.

Vergleichen wir die Chlorophyllzellen a in Fig. 22 mit den entsprechenden a in Fig. 20, so fällt auf, dass die beiden Wände x und y (Fig. 22) in Fig. 20 bedeutend in die Länge gezogen und durch eine



tangentiale Membran getheilt worden sind. Die in der Nähe des Blattrandes gelegenen Chlorophyllzellen  $a_1$  (Fig. 20) dagegen zeichnen sich nicht durch den Besitz einer solchen Wand aus. Die Fähigkeit der Chlorophyllzellen, sich zu theilen, nimmt also von der Blattmitte nach dem Rande hin ab. Eine in jeder Beziehung isolirte Stellung nimmt die mediane Zelle ein, weil sie es durch Aufführung von drei Wänden zur höchsten Zahl von Theilzellen, nämlich bis auf sechs bringt. Bei den Nachbarelementen beläuft sich die Zahl der Theilzellen höchstens auf drei, nach dem Rande hin bleibt es bei einer Theilung der sechsseitigen Zelle, die äussersten unterliegen gar keiner Veränderung.

Die Frage: Wie kommt die Dreiseitigkeit der Chlorophyllzellen und ihre Isolirung, wie sie sich auf Querschnitten durch ausgewachsene Blätter (Fig. 19) zu erkennen gibt, zu Stande, lässt sich kurz folgendermassen beantworten: Die Dreiseitigkeit gründet sich auf die Einfügung der Wand, welche die sechsseitigen Chlorophyllzellen theilte und auf Differenzen in den Wachsthumsvorgängen bei der Blattentwicklung, die Isolirung beruht jedoch nur auf letzterer.

Fig. 19 stellt einen Querschnitt durch die mittlere Partie des ausgewachsenen Blattes von *Octoblepharum albidum* dar. Die dreiseitigen Chlorophyllzellen  $c$ , welche ursprünglich sich berührten (Fig. 22), haben sich von einander entfernt, die gegenseitige Verbindung wird durch eine Reihe zickzackförmig auf- und absteigender Wände (Fig. 19a) hergestellt. Es wurde früher schon bei *Leucobryum vulgare* mitgetheilt, dass mit dem Wachsthum der hyalinen Zellen eine erhebliche gestaltliche Vereinfachung des Lumens der Chlorophyllzellen verknüpft sei. Für *Octoblepharum albidum* gilt genau dasselbe, und zwar kommt bei diesem ebenfalls der Wegfall von zwei Wänden in Betracht. Ihrer Entwicklung nach sind diese jedoch nicht gleichwerthig, es verschwinden einestheils die Wände (Fig. 22 u), welche die sechsseitigen Zellen gemeinsam hatten, andernteils diejenigen (Fig. 22 z), durch welche zuerst eine Theilung der sechsseitigen Chlorophyllzellen in zwei fünfseitige herbeigeführt wurde. Da nun je eine dieser Wände in jeder fünfseitigen Zelle vertreten ist, so ergibt sich mit Nothwendigkeit für letztere nach dem Verschwinden jener ein dreiseitiger Querschnitt. Man kann sich

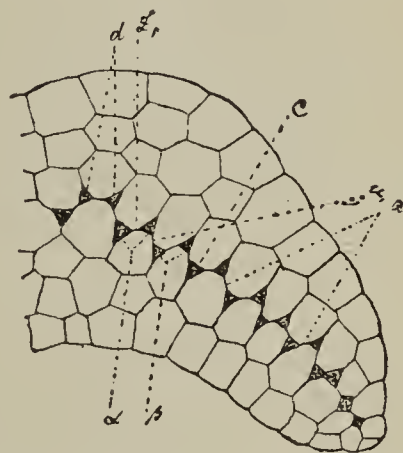


Fig. 19. Querschnitt durch das Blatt von *Octoblepharum albidum*.

nun die Bildung der auf- und absteigenden Membranen nur als auf mechanischer Basis beruhend erklären. Wie bei *Leucobryum vulgare* und allen übrigen *Leucobryaceen*, die in der Entwicklung ihrer Chlorophyllzellen mit ihm übereinstimmen, handelt es sich um eine Ausziehung der ursprünglich gemeinsamen Wände. Bei oberflächlicher Vergleichung der Figuren 19 und 22 könnte man der Meinung sein, dass sich die gleichgerichteten auf- und absteigenden Membranen entsprechen. Die Entwicklungsgeschichte lehrt jedoch gerade das Gegenteil, die Wände werden nämlich stets bei der Ausziehung in eine Richtung versetzt, die zu der früheren annähernd senkrecht verläuft. Zur Erläuterung seien die beiden rechts von der Symmetrielinie des Blattes gelegenen Chlorophyllzellenpaare  $\alpha\alpha$  und  $\beta\beta$  in den



Fig. 20. Querschnitt durch den oberen Theil eines jungen Blattes von *Octoblepharum albidum*.

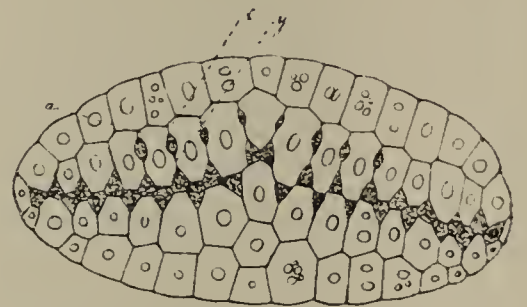


Fig. 21. Querschnitt durch den oberen Theil eines ausgewachsenen Blattes von *Octoblepharum albidum*.

Figuren 19 und 22 gewählt. Der Theilwand  $z$  in Fig. 22 entspricht die von links unten nach rechts oben streichende, also zu  $z$  in ent-



Fig. 22. Querschnitt durch ein junges Blatt von *Octoblepharum albidum*.

gegengesetztem Sinne verlaufende Trennungswand  $z_1$  (Fig. 19). In Fig. 22 stellt  $u$  die Wand dar, in welcher die anfänglich sechsseitigen Chlorophyllzellen zusammenstossen. Dieser entspricht in Fig. 19 die mit  $u_1$  bezeichnete, von rechts oben nach links unten verlaufende Wand. Wesentlich einfacher gestalten sich die Verhältnisse bei

den der Dorsalseite des Blattes zugewendeten Chlorophyllzellen (Fig. 20 $\alpha$ ). Ihre Entstehung basirt auf der Aufführung tangentialer Theilwände (Fig. 20 b), wie schon früher auseinandergesetzt wurde. Diese finden



wir auf Querschnitten durch fertige Blätter (Fig. 21) in radiale Membranen ausgezogen, so dass das Lumen der Chlorophyllzellen elliptische Gestalt annimmt (Fig. 21 a) und wie zwischen zwei Fäden (Fig. 21 x und y) aufgehängt erscheint.

Auch bei *Octoblepharum albidum* bleiben die Chlorophyllzellen durch seitliche Brücken in Verbindung mit einander.

Bezüglich der morphologischen Deutung des ein- und mehrschichtigen Theiles des Blattes von *Leucobryum vulgare* sind die Ansichten getheilt. Die einen halten den mehrschichtigen Theil für Blattspreite (lamina), wonach also das Blatt rippenlos ist, die andern unterscheiden zwischen der mehrschichtigen Partie, die sie als Rippe ansprechen, und der einschichtigen basalen Zellfläche, die sie als Blattspreite bezeichnen. Nach der *Bryologia Europaea*<sup>1)</sup> sind die Blätter rippenlos (folia ecostata), „die Blattspreite selbst ist aus mehreren Schichten gebildet, am Grunde aus 5—7, oben aus 3.“ Auch Limpricht<sup>2)</sup> hält an der Rippenlosigkeit des Blattes fest, er bringt darüber die Notiz: Blätter ohne Rippe, beiderseits durch lineare Zellen schwach gesäumt. Auf Seite 419 findet sich weiter folgende Anmerkung: Die morphologische Auffassung, dass hier der Blattsaum als eigentliche Lamina, der drei- und mehrschichtige Theil als Blattrippe zu betrachten sei, wird zuerst von De Notaris, Epil. p. 285, angedeutet. Lindberg verwerthet diese Ansicht und reiht, indem er in *Dicranum albicans* die Brücke gefunden zu haben glaubt, in *Musc. Scand.* p. 23 die *Leucobryeae* bei den *Dicranaceen* ein. Meiner Ansicht nach kann über die Rippennatur des in Frage kommenden mehrschichtigen Blatttheils gar kein Zweifel obwalten. Die besten Beweise dafür liefern die Entwicklungsgeschichte des Blattes und vergleichend-anatomische Untersuchungen. Es will mir scheinen, als habe der eigenthümliche anatomische Bau des fertigen mehrschichtigen Theils die Veranlassung gegeben, ihn für die Blattspreite zu erklären. Wenn auch die physiologischen Functionen der Chlorophyll- und Wasserzellen durchaus verschieden sind, so kann dies auf die morphologische Auffassung keinen Einfluss ausüben, weil im Pflanzenreich die Erscheinung sehr häufig wiederkehrt, dass morphologisch ganz verschiedenartige Organe dieselbe physiologische Bedeutung für das Leben der Pflanzen haben. Es ist bekannt, dass die Strukturverhältnisse der Rippen der meisten Moose, besonders

1) Band I.

2) Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz S. 418, und Cryptogamenflora von Schlesien Bd. I S. 190.

der akrocarpen, ziemlich complicirter Art sind und dass Lorentz<sup>1)</sup> zwischen mechanischen Elementen und den weitlichtigen Zellen, für welche er die Bezeichnung „Deuter“ wählte, und den Begleitern, Bauch- und Rückenzellen unterschied. Niemand wird bestreiten wollen, dass die englumigen Elemente mechanisch wirken, während die weitleumigen, mit Chlorophyll versehenen Deuter die Assimilation, möglicher Weise auch die Stoffleitung besorgen.

Im Vergleich zur mehrschichtigen Partie erreicht der einschichtige Saum bei *Leucobryum vulgare* sehr geringe Dimensionen. Möglicher Weise liessen sich die Verfasser der *Bryologia Europaea* dadurch verleiten, indem sie den einschichtigen basalen, hyalinen Complex, zumal seine Zellen kein Chlorophyll führen, als einen nebensächlichen Theil des Blattes ansahen, die grössere, von typischen Chlorophyllzellen durchzogene Partie als Lamina aufzufassen. Bei *Octoblepharum albidum* und anderen *Leucobryaceen* tritt die Rippennatur des mehrschichtigen Theils viel deutlicher hervor, weil der Saum nicht mehr in dem Maasse der Rippe gegenüber in den Hintergrund tritt, wie es bei *Leucobryum vulgare* der Fall ist. Die besten Aufschlüsse, dass der mehrschichtige Theil thatsächlich Blattrippe ist (nicht nur bei *Leucobryum vulgare*, sondern bei allen *Leucobryaceen*), liefert die vergleichende Anatomie. Die nächsten Verwandten von *Leucobryum*,

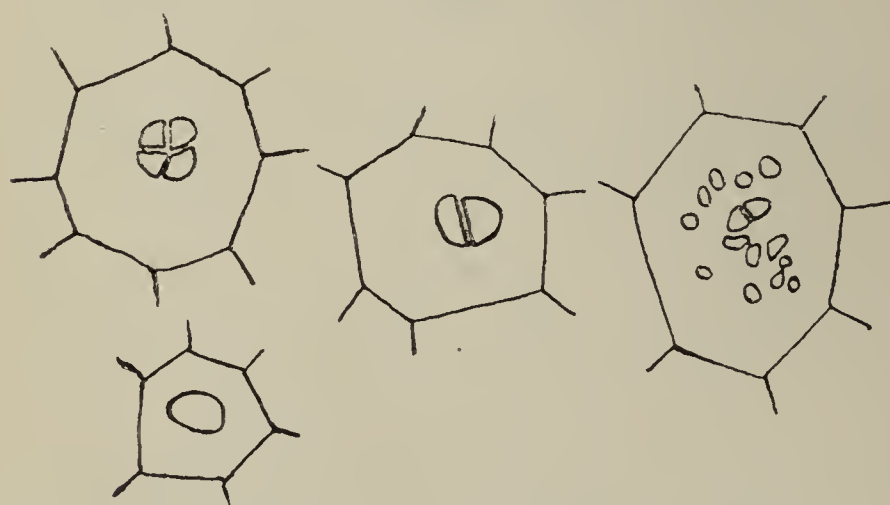


Fig. 23. Perforationen auf den Wänden von *Octoblepharum albidum*.

die Arten der Abtheilung *Paraleucobryum* aus der Familie der *Dicranaceen*, unterscheiden sich im Grunde genommen nur durch den Mangel der Perforationen von *Leucobryum vulgare*. Bei

*Dicranum albicans* (Fig. 26), *longifolium* (Fig. 25) und *Sauteri* nimmt die Rippe eben-

falls den grössten Theil des Blattes ein, die Lamina bildet auf beiden Seiten derselben einen schmalen Saum, der nur 10—12 Zellreihen umfasst. Es liegt also diesen Arten im Grossen und Ganzen derselbe Bauplan des Blattes wie bei *Leucobryum vulgare* zu Grunde. Lindberg's Ansicht, dass *Dicranum albicans* den Uebergang von *Leuco-*

1) P. G. Lorentz, Grundlinien zu einer vergleichenden Anatomie der Laubmoose. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—1869, S. 404.



bryum zu den Dicranaceen vermittele, hat sehr viel für sich, und kann man dieses Uebergangsglied als ein *Leucobryum* interpretiren, dessen dreischichtige Rippe sich aus einer medianen Chlorophyllschicht

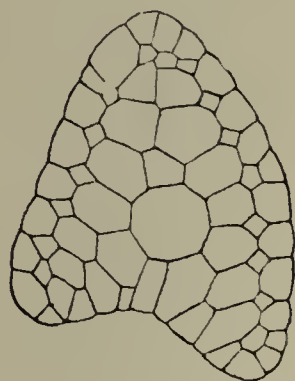


Fig. 24. Querschnitt durch die Blattspitze von *Schistomitrium robustum*.

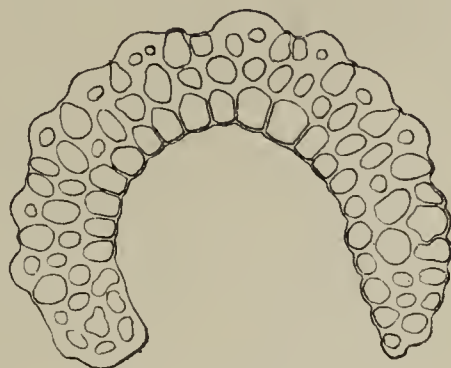


Fig. 25. Querschnitt durch den oberen Theil des Blattes von *Dicranum longifolium*.

und zwei äusseren hyalinen, allerdings der Perforationen entbehrenden Lagen aufbaut (Fig. 25 und 27).

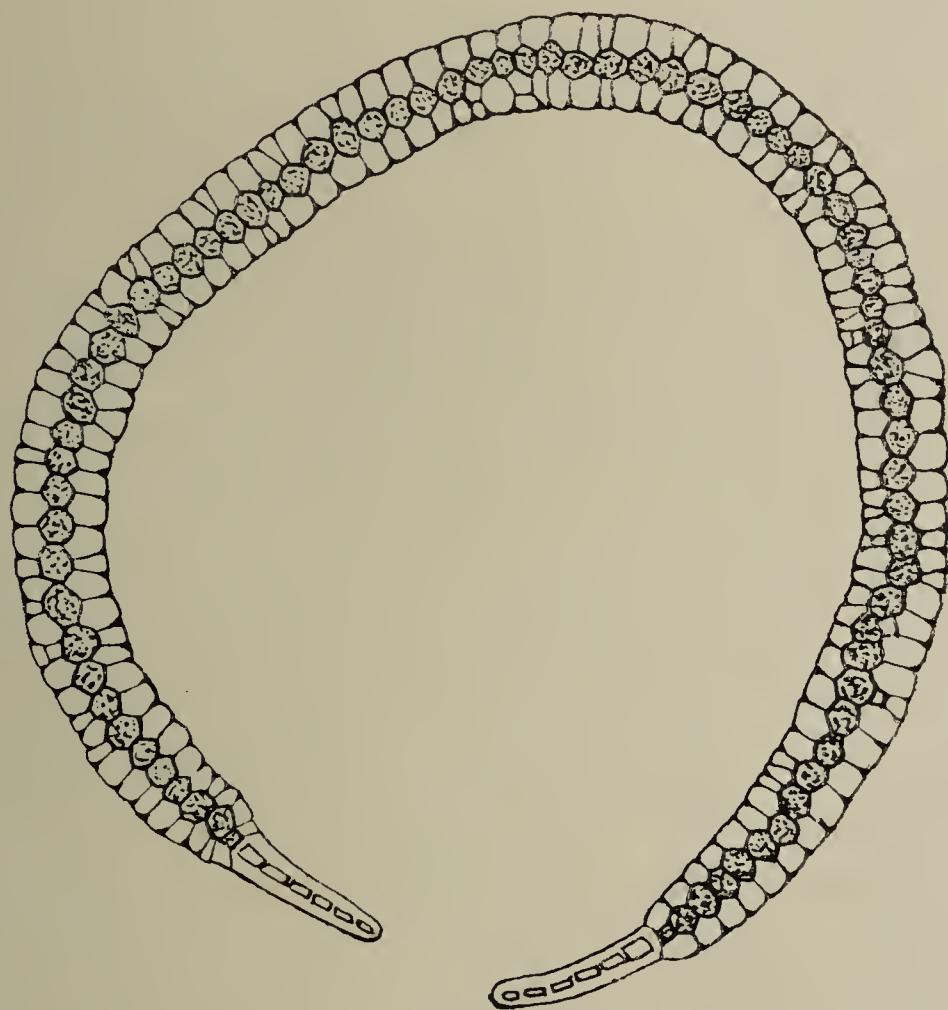


Fig. 26. Querschnitt durch das Blatt von *Dicranum albicans*.

Die Chlorophyllzellen in den Blättern von *Leucobryum*, *Spirula*, *Schistomitrium*, *Arthrocnemum*, *Leucophanes* und *Octoblepharum* sind Deuter im Sinne von Lorentz<sup>1)</sup>, die allerdings in grosser

1) Grundlinien zu einer vergleichenden Anatomie der Laubmoose. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—1869, S. 404.

Anzahl die Rippe durchziehen. Für die mittlere analoge Schicht bei *Dicranum albicans* hält Lorentz die Auffassung als Deuter für sehr wahrscheinlich. Bei manchen Arten der Leucobryaceen haben wir sogar ausser den Deutern noch eine Schicht von Bauch- und Rückenzellen, z. B. bei *Arthrocnemum Schimperii* und *Octoblepharum albidum*. Sehr unbedeutend sind die Veränderungen, welche *Dicranum longifolium* und *Sauteri* im Bau ihrer Blattrippe *Dicranum albicans* gegenüber erfahren. Zwischen die dorsalen hyalinen Zellen werden nämlich einige chlorophyllführende Rückenzellen eingefügt, deren Membranen sehr stark verdickt sind und so zur Aussteifung der übrigen dünnwandigen Elemente beitragen. Durch sie erleidet die hyaline Schicht nicht perforirter Rückenzellen mehrere Unterbrechungen, so dass man *Dicranum longifolium* und *Sauteri* als ein *Dicranum albicans* deuten kann, bei welchem die Rückenseite des Blattes sich aus abwechselnden hyalinen Zellen und solchen Elementen zusammengesetzt erweist, die als Rückenzellen mechanisch und assimilatorisch von Bedeutung sind.

Bei den Leucobryaceen kommen zwar nicht so vielgestaltige, aber um so zahlreichere Reservoirs durch die Mehrschichtigkeit der Blätter zustande. Mit der Aussenwelt communiciren diese kleinen Reservoirs nur an verhältnissmässig wenigen Stellen. Oltmanns<sup>1)</sup> behauptet, dass die Aussenwände von *Leucobryum vulgare* von Perforationen durchbrochen seien, deren Ränder im Gegensatz zu denen der inneren Wände keine Schwiele besitzen. Dem gegenüber haben meine Untersuchungen das gegentheilige Ergebnis geliefert. Die Durchbohrungen, sagt Oltmanns, seien so zart, dass sie bei der Untersuchung im Wasser kaum sichtbar sind. Um sie hervortreten zu lassen, bediente er sich der Färbung mit alkoholischer Fuchsinlösung. Da sich nun Schwiele wie Wand ebenfalls roth färben, so ist damit nach meiner Ansicht zur Sichtbarmachung der Schwiele selbst nichts gethan. Zum Nachweis derselben an den Perforationen der Aussenwände, schlug ich folgenden Weg ein: Damit sich die untere Blattpartie mit ihren Säumen möglichst leicht und flach unter dem Deckglas ausbreitete, wurden die Blätter an der geeigneten Stelle durchgeschnitten, weil sonst die gefalteten oberen Theile die Beobachtung erschwerten. Darauf färbte ich mit Hämatoxylin, das nach längerer Einwirkung mittelst Fliesspapier entfernt wurde. Um die Blattfragmente lufttrocken zu machen, erwärmte ich vorsichtig und langsam. Unter

1) Oltmanns, F., Ueber die Wasserbewegung in der Moospflanze und ihren Einfluss auf die Wasservertheilung im Boden S. 29 u. 30.



dem Mikroskop traten nach dieser Behandlung die Perforationen mit ihren schwieligen Leisten sehr deutlich hervor. Oltmanns erwähnt nicht, dass die Perforationen der Aussenwände bedeutend grösser als die der Innenwände sind. Auf der Rippe z. B. kommt es häufig vor, dass die Perforationen fast die ganze Fläche der Aussenzellwand einnehmen, so dass nur noch ein schmaler Gürtel der ursprünglich einheitlichen Membran übrig bleibt. Die Mehrzahl aller oberflächlichen Poren findet sich im basalen Theil des Blattes und an den beiden einschichtigen Säumen, nach der Spitze hin trifft man nur hier und dort eine Durchbohrung der Aussenwände. Es wird also Wasser, welches im oberen Blatttheil aufgefangen wird, sich nach dem Grunde hin bewegen und dort durch die grossen Poren nach dem Blattinneren vordringen, von wo es durch capillare Kräfte nach allen hyalinen Zellen transportirt wird. Wäre die obere Partie des Blattes in gleicher Weise wie die basale mit Poren versehen, so würde unter Umständen das Wasser wieder leicht in Gasform übergeführt werden können, was bei der oben geschilderten Vertheilung nicht so leicht möglich ist. Durch die sich deckenden Blattränder wird ein vollständiges Bewässerungssystem im Bereiche des ganzen Stämmchens hergestellt. Um nachzuweisen, dass man es in allen Fällen mit wirklichen Perforationen zu thun hat, wandte ich eine Methode an, die von der Oltmanns' etwas abweicht. Zu diesem Zwecke wählte ich die langen Blätter des tropischen *Leucobryum falcatum*. Nach sorgfältiger Loslösung vom Stämmchen erwärmte ich sie auf dem Objectträger, bis sie vollkommen lufttrocken waren. Alsdann wurde das Blatt so aufgestellt, dass sein basaler Theil in Wasser mit Karminkörnchen tauchte, welches durch capillare Saugung auf dem Wege durch die hyalinen Zellen bis zur Blattspitze aufstieg. Bei der mikroskopischen Untersuchung stellte sich dann heraus, dass die Körnchen in grösster Menge das ganze Wassersystem des Blattes erfüllten. Die Wanderung der Körnchen von einer Zelle zur anderen rief ich dadurch hervor, dass ich mit einer Nadel von der Blattspitze zum Grunde fuhr, wodurch das Wasser die Körnchen nach der basalen Abrissstelle mitriss, wo sie zu Tausenden strahlig aus den Lumina der hyalinen Zellen hervorschossen. Ebenso drückte ich Luftbläschen, welche sich in Zellen der Blattspitze befanden, nach Belieben von einer Zelle zur andern, nach der Seite oder so, dass sie schliesslich an

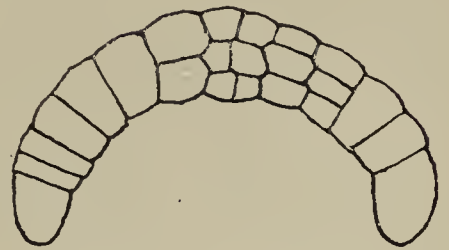


Fig. 27. Junges Blatt von *Dicranum albicans*.

der Rissstelle das Blattinnere verliessen. Grössere Luftblasen konnte durch Druck auf dem Deckglas auf das ganze Blatt ausgedehnt werden; liess der Druck nach, so zog sie sich wieder in der Regel nach der ursprünglichen Zelle zurück. Derartige Versuche lehrten aber auch, dass sich an der Blattspitze Perforationen befinden müssen, was ich daraus schliesse, dass bei umgekehrter Bewegung der Nadel die Körnchen und Luftbläschen seitlich durch zahlreiche Löcher aus dem Blatte austraten.

Was weiter die Grösse, Gestalt und Zahl der Perforationen einer Wand anlangt, so wechseln diese nicht nur bei den verschiedenen Arten, nicht nur in den Zellen eines Blattes, sondern auch auf den Wänden einer und derselben Zelle. Es wurde schon früher mitgeteilt, dass die Aussenzellwände des Blattgrundes und der Säume bei *Leucobryum* von relativ grösseren Perforationen durchsetzt seien als die Innenwände. Mit der Grösse ändert sich nicht die Gestalt, die sich den Umrissen der äusseren Zellwand vielfach anpasst, wie die Saumzellen von *Leucobryum vulgare* sehr gut zeigen.

Sehr schwankend sind auch die Durchmesser der inneren Perforationen, nicht nur bei den hyalinen Zellen eines Blattes, sondern auch in den Wänden einer Zelle. So ergaben Messungen an Poren von *Leucobryum falcatum* die Grenzwerthe von  $27\ \mu$  und  $16\ \mu$ , die Schwiele hatte eine Breite von  $1\ \mu$ .

Bei *Spirula speciosa* sind die Umrisse der inneren Poren nahezu kreisrund, an den Aussenmembranen dagegen rectangulär, da hier



Fig. 28. *Spirula speciosa*. Ventralseite des Blattes mit resorb. Membranen.

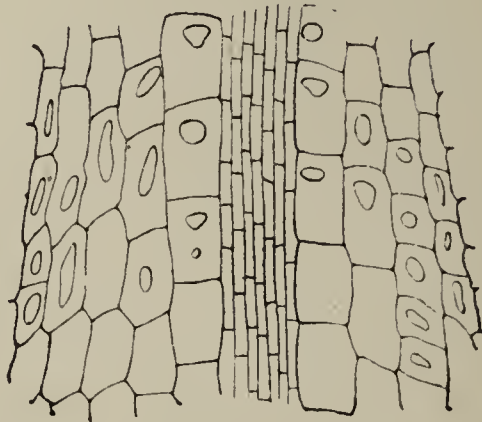


Fig. 29. Perforationen im unteren Theil des Blattes von *Calymperes fasciculatum*.

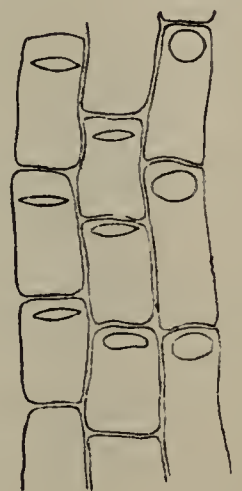


Fig. 30. Wasserzellen von *Syrrhopodon lycopodioides*.

die ganze Wand vollständig resorbirt ist (Fig. 28). Am veränderlichsten sind die Zahlenverhältnisse, wofür *Octoblepharum albidum* ein vorzügliches Beispiel abgibt. Bei dieser Art zeigen die Wände der



äusseren hyalinen Zellen in der Ausbildung der Perforationen in Bezug auf Gestalt, Grösse und Zahl eine denkbar grösste Manigfaltigkeit (Fig. 23 und 21). Grössere Uebereinstimmung macht sich dagegen auf den Wänden der inneren Zellen geltend, wo meist auf allen Wänden je ein Loch annähernd von der nämlichen Grösse zur Ausbildung gelangt (Fig. 21). Auf den Längswänden der vierseitig-prismatischen Zellen von *Spirula speciosa* beobachten wir stets je zwei Durchbohrungen, auf der Querwand dagegen nur eine, bei *Leucophanes Reinwardtianum* schwankt die Zahl der Poren auf einer Wand zwischen 1 und 4. Selbstverständlich sind in diesen Fällen Grösse und Gestalt grossem Wechsel unterworfen. Bezüglich der Chlorophyllzellen in den Blättern der Leucobryaceen ist noch hervorzuheben, dass sich durchgängig die Tendenz geltend macht, sie möglichst geschützt vor äusseren Einflüssen zwischen die hyalinen Schichten einzuschalten. Wir beobachten desshalb niemals, dass die Chlorophyllzellen unmittelbar an die Oberfläche des Blattes treten, sondern dass sie stets durch mindestens eine hyaline Lage von der Aussenwelt getrennt sind. In biologischer Beziehung ist diese Lage der Chlorophyllzellen die denkbar günstigste, weil die grünen Zellen bei zunehmender Verdunstung des in den hyalinen Elementen enthaltenen Wassers, welches naturgemäss zuerst in den äussersten Reservoiren verschwindet, am längsten im turgeszenten Zustand erhalten bleiben, da das Wasser im Blattinnern zuletzt verdampft wird.

Am formenreichsten sind die Leucobryaceen im malayischen Archipel, wo sie theils auf sandigem, unfruchtbarem Boden, theils auf trocknen Haiden und auf Baumrinde vorkommen.

### **Pottiaceae.**

*Calymperes, Syrrhopodon, Encalypta.*

Eine den Leucobryaceen biologisch sehr nahe verwandte Gruppe lernen wir in den Arten der Pottiaceengattungen *Calymperes*, *Syrrhopodon* und *Encalypta* kennen. Bei diesen bilden die hyalinen Zellen stets nur eine Schicht, diese erstreckt sich nicht mehr über das ganze Blatt, wie bei den Leucobryaceen, sondern bleibt auf den unteren Theil desselben localisirt. Die obere Blattpartie wird von chlorophyllösen, meist isodiametrischen, mehr oder weniger papillösen Zellen eingenommen. Man war seither der Meinung, dass die Blätter von *Syrrhopodon* und *Calymperes* nur auf den Querwänden, nicht aber auf den äusseren Membranen perforirt seien. Ich bezweifelte die Richtigkeit der diesbezüglichen Angaben und untersuchte die zahl-

reichen, im hiesigen kgl. Cryptogamenherbarium vorhandenen Arten dieser Gattungen, wobei ich dieselbe Methode zum Nachweis der Poren anwandte, wie ich sie früher für die Leucobryaceen mitgeteilt habe. Die Untersuchungen ergaben, dass fast alle Aussenwände mit Poren versehen sind, deren Umrisse sich meist der Gestalt der Aussenwand anpassen (Fig. 29), doch habe ich auch schlitzförmige Poren auf langgestreckten rectangulären Aussenwänden zu beobachten Gelegenheit gehabt (Fig. 30). Wie bei den Leucobryaceen, so sind auch hier die Perforationen von einer Schwiele eingesäumt.



Fig. 31. Querschnitt durch das Blatt von *Calymperes Richardi* C. Müll.

Nach dem Blattgrunde hin nimmt die Mächtigkeit der sehr deutlich ausgebildeten Rippe gewöhnlich um eine hyaline Schicht zu; wie es scheint, erstreckt sich diese Zunahme aber nur auf die Ventralseite des Blattes (Fig. 32). Für die Arten von *Encalypta* waren die Perforationen auf den Aussenwänden schon nachgewiesen, zu deren Kenntlichmachung ich ebenfalls obige Untersuchungsmethode empfehle. Meine Bemühungen, auch bei den verwandten *Barbula*-arten, deren Blätter in

ihrem anatomischen Bau vollkommen mit denen von *Calymperes*, *Syrrhopodon* und *Encalypta* übereinstimmen, Resorptionen auf den Aussenwänden nachzuweisen, waren ohne Erfolg, obwohl man auch hier bei manchen Formen Perforationen auf den Querwänden kennt. Nach Limpricht sollen bei *Barbula aciphylla* Membranlücken auf den Aussenwänden vorkommen. Es kann keinem Zweifel unterliegen,

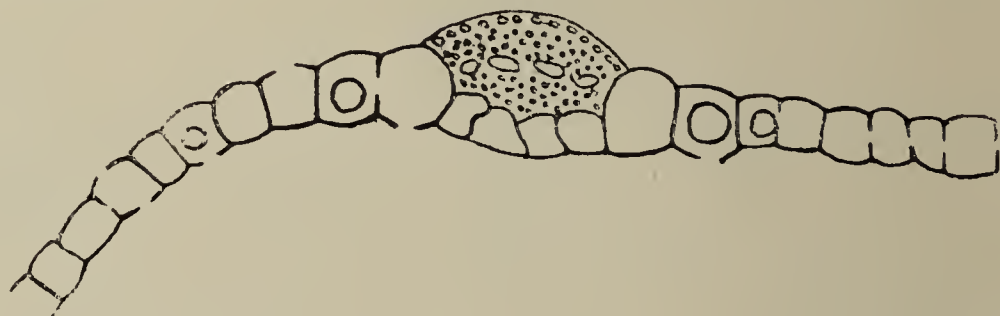


Fig. 32. Theil eines Querschnittes durch die untere Blattpartie von *Calymperes fasciculatum*.

dass die Erscheinung der durchbohrten Aussenwände eine weit verbreitete ist und werde ich meine Untersuchungen in dieser Beziehung fortsetzen. Wo allerdings Papillen auf der Aussenseite der Zellen des Blattgrundes zu beobachten sind, wie es nicht selten bei verschiedenen *Barbula*-arten der Fall ist, dürfte es sich kaum lohnen, den Nachweis



für Durchbohrungen erbringen zu wollen. Es verdient schliesslich noch die Starrheit und Sprödigkeit der Wände des Blattgrundes hervorgehoben zu werden; bei *Encalypta* tragen sehr starke Querwände vom trägerförmigen Querschnitt zur Aussteifung des Wassergewebes bei.

In Uebereinstimmung mit den *Leucobryaceen* wachsen auch die Arten letztgenannter Gattungen an sonnigen, trockenen Stellen. Viele Arten von *Syrrophodon* und *Calymperes* bewohnen als Epiphyten die Rinde tropischer Bäume, *Barbula* und *Encalypta* gedeihen meist auf Felsen, in Mauerritzen und auf der Erde. Bei diesen wie bei den *Leucobryaceen* haben wir es also mit Bryophyten zu thun, an welche die Gefahr einer zu weitgehenden Transpiration sehr oft herantritt, vor allem gilt dies für die tropischen Gattungen *Syrrophodon* und *Calymperes*. Im Leben dieser Moose werden demzufolge die wasserspeichernden, hyalinen Zellen von der allergrössten Wichtigkeit sein.

Zu den Organen, welche ich als Vorrichtungen zur Aufnahme von Wasser auffasse, gehören auch jene Zellgruppen, die von Carl Müller Hall. unter der Bezeichnung „Blattflügelzellen“ (*cellulae alares*) in die Terminologie eingeführt wurden. Wie der Name schon ausdrückt, liegen sie an den Blattflügeln, d. h. im rechten und linken Gipfel des Blattgrundes. Mit Bezug auf *Campylopus* sagt C. Müller, dass sie eine Gruppe „parenchymatischer, meist lockerer, oft prachtvoll gefärbter Zellen“ darstellen, die „nicht selten einen vollkommenen Bauch bilden, welcher nach aussen oder nach innen gerichtet ist“. Die Blattflügelzellen in ihrer typischen Ausbildung fallen bei der mikroskopischen Betrachtung eines Moosblattes durch ihre bedeutende Grösse sofort in die Augen. In manchen Fällen, wie bei den tropischen Arten von *Hypnum*, z. B. *H. Gedeonium*, *hyalinum*, *procerum*, *monoicum*, *longicaule*, *sigmadontium*, *Braunii* u. s. w. macht sich der Grössenunterschied zwischen den Blattflügelzellen und den Zellen des übrigen Blatttheils in hohem Maasse geltend. Auf manche dieser und andere *Hypnum*-arten passt die Bezeichnung „Blattflügelzellen“ weniger gut, weil sie oft als letzte basale Zellreihe das Blatt der Quere nach wie ein Band durchziehen. Sehr häufig zeigen die Blattflügelzellen schwammige Beschaffenheit, besonders wenn sich mehrere Schichten dünnwandiger, leerer Zellen zu einer bauchigen Aushöhlung gruppieren, wie dies bei mehreren *Campylopus*-arten der Fall ist. Meist jedoch sind die Blattflügelzellpartieen einschichtig, in der Regel leer, seltener Inhalt führend, mit mehr oder weniger dicken Wänden versehen. Sehr deutlich heben sie sich vom übrigen Blattgewebe ab, sobald sie nicht unmittelbar an das Stämmchen angrenzen, sondern

von diesem durch eine Lage englumiger Zellen getrennt sind. (Tropische Arten von *Dicranum*, z. B. *D. molle*, *assimile*, *reflexum*, *brachypelma*, *Braunii*, *Blumii*, *dives* u. a.) Von deutschen Laubmoosen, welche eine ausgesprochene Blattflügelzellbildung aufweisen, nenne ich z. B. *Hypnum stramineum*, *cuspidatum*, *sarmentosum*, weiter die Arten von *Campylopus* und *Dicranodontium* z. B. *aristatum*, *circinnatum*. Es ist eine allgemein verbreitete Eigenthümlichkeit der Laubmoosblätter, dass das Gewebe am Blattgrunde dünnwandiger, grosslumiger, inhaltsleerer als das des oberen Theils ist. Diejenigen Arten, welche sich durch den Besitz charakteristischer Blattflügelzellen auszeichnen, vermitteln gleichsam den Uebergang zwischen den *Leucobryaceen*, *Syrrhopodon*-, *Calymperes*- und *Encalypta*arten einerseits und der grossen Mehrzahl der Laubmoose anderseits. Für die Deutung der Blattflügelzellen als Wasser ansammelnde Elemente kommen vor allem deren basale Lage, Weitlumigkeit und ihre tellerförmige Ausbuchtung in Betracht. Ausser diesen weisen mehrere *Dicranum*- und fast alle *Campylopus*arten noch ein sehr zartwandiges, inhaltloses Gewebe auf, welches auf Blattquerschnitten deutlich hervortritt. Bei den *Campylopus*arten tritt es uns auf der Bauchseite des Blattes in Gestalt von einer bzw. zwei hyalinen Schichten entgegen, bei den betr. *Dicranis* erstreckt es sich auf beide Blattflächen. Wie schon früher gelegentlich der Morphologie des Blattes von *Dicranum albicans* ausgeführt wurde, unterscheidet es sich nur durch den Mangel an Poren von dem eines *Leucobryum*. Würden bei *Dicranum longifolium* die mechanischen Zellen der Rückenseite des Blattes in Wegfall kommen, so bliebe ein Blatt von *Dicranum albicans* übrig. Die Erscheinung, dass die Rippe, womit wir es bei den letztgenannten Arten zu thun haben, häufig aus inhaltlosen, dünnwandigen Zellen besteht, kehrt bei den Laubmoosen mehrfach wieder. So ist der Nerv zahlreicher *Barbula*arten von weitlichtigen, papillösen Zellen überzogen, die auf Querschnitten mit den Zellen der Lamina die grösste Aehnlichkeit haben und das Verbindungsglied zwischen den zwei Laminahälften repräsentiren. (*Barbula ruralis*, *latifolia*, *atrovirens*.) Eine derartige anatomische Differenzirung des Blattgewebes findet man nur bei solchen akrokarpn Laubmoosen, deren Vorkommen an trockene, zum Theil sehr trockene, oder nur periodisch feuchte Localitäten gebunden ist. Flot-tierende Moose, die eigentlich hier im Gegensatz zu den aërophilen nur berücksichtigt werden können, haben nie eine derartige complizirte Blattstruktur. Die schon oben erwähnten ventralen Oberflächenzellen treffen wir in sehr wenig modifizirter Form bei den Arten der-



selben Gattung als Uebergangsglieder zwischen den chlorophyllösen Fäden und dem übrigen Blatttheil an. Sie sind gleich jenen weitelumig, dünnwandig, inhaltsleer, auf ihnen erheben sie die Fäden. Von der grösseren oder geringeren Entwicklung dieser Zellen, die ich „Durchlasszellen“ nennen möchte, hängt es nämlich ab, ob die Fäden einfach oder gegliedert sind. Fig. 33 führt einen Querschnitt durch das Blatt von *Barbula aloides* vor. Die dünnwandigen Zellen der Bauchseite nehmen fast die ganze Oberfläche des Blattes ein und tragen je einen unverzweigten Faden (Fig. 33), bei *Barbula membranifolia* dagegen sind nur einige grosse Durchlasszellen vorhanden, die Fäden bleiben nicht mehr ungegliedert, sondern verästeln sich stark, infolge dessen sie dieselbe wasserspeichernde Kraft besitzen, wie die unverzweigten Fäden der vorigen Art. Abgesehen davon, dass bei *Pottia cavi-folia* Lamellen auf den Blättern hervorgebracht werden, stimmt der Bau der Rippe im Grossen und Ganzen mit dem von *Barbula membranifolia* überein.

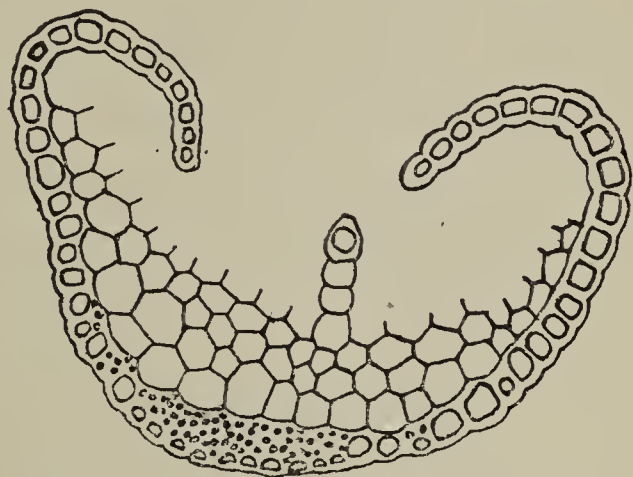


Fig. 33. Querschnitt durch den oberen Theil des Blattes von *Barbula aloides*.

Zwischen Wachsform und Standort der Bryophyten machen sich die innigsten Beziehungen geltend. Alle Uebergänge von der dichtesten Kissenbildung bis zum sparrigsten und sehr lockeren Habitus bietet die Mooswelt dar. Moose, welche zahlreiche Individuen in dichten Kissen, die dadurch entstehen, dass sich die Achsen erster, zweiter und mehr Ordnung an das Stämmchen parallel neben einander legen und diese wiederum in gleicher Weise sich verhalten, müssen wir also stets an solchen Localitäten suchen, welche eine sonnige Lage haben, an Felsen, auf Geröll, erratischen Blöcken, an der Rinde der Bäume u. s. w. Dahin gehören die düstern Polster der Arten von *Grimmia*, *Orthotrichum*, *Coscinodon*, *Cynodontium*, *Weisia*, *Anoetangium*, *Amphoridium*, *Zygodon*, *Encalypta*, *Bartramia*, *Andreaea* und zahlreiche andere Moose. Von dem Vorhandensein der engen Beziehungen zwischen Wuchsform und Standort können wir uns am besten bei solchen Arten überzeugen, welche in verschiedenen Abänderungen verschiedene Medien bewohnen. So sehr im Uebrigen die Mooswelt zur Bildung von Varietäten geneigt ist, so gibt sie uns in dieser Beziehung nur sehr wenige Beispiele an die Hand, von denen ich das folgende für das beste halte. *Grimmia apocarpa*, eine

sehr häufige Art, bildet an Felsen und Gestein kräftige, starre Polster von dem Aussehen der Grinmiaceenkissen, die Abänderungen *gracilis* und *rivulare* leben dagegen im fließenden Wasser, ihr Wuchs hat sich den äusseren Verhältnissen vollständig adaptirt, die Kissenform ist aufgegeben, die Stämmchen und Aeste sind schlaff, schlank und erreichen die sehr beträchtliche mit der Grösse der Landform in keiner Proportion stehende Länge von 10 cm, so dass wir dort den Grinmiaceentypus, hier vollständig den Fontinalaceentypus antreffen.

Bei den flottirenden Laubmoosen werden wir also nie Kissenbildung antreffen. Stets vom Wasser umspült, bedürfen sie solcher wasseraufsaugender Einrichtung nicht. Die Entstehung der langen Blattinternodien und die dadurch hervorgebrachte lockere und schlaffe Beblätterung des Stämmchens hat man den mechanischen Einflüssen des strömenden Wassers zugeschrieben, allein fast jedes Landmoos, längere Zeit im Wasser cultivirt, nimmt die hauptsächlichsten habituellen Eigenthümlichkeiten flottirender Arten an<sup>1)</sup>. Zur Aufklärung über diesen Punkt habe ich früher zahlreiche Versuche angestellt, welche bewiesen, dass die Verlängerung der Blattinternodien lediglich auf ernährungsphysiologische Ursachen zurückzuführen ist.

Die deutsche Flora weist eine grössere Anzahl flottirender Laubmoose auf, die Arten von *Fontinalis*, *Cinclidotus*, *Dichelyma*, *Conomitrium* und *Limnobium* sind sehr charakteristische Vertreter. Erwähnenswerth sind ferner die Arten der Gattung *Amblystegium* (*fluviatile*, *irriguum*, *riparium*), *Brachythecium* (*plumosum*, *rivulare*), *Hypnum* (*arcticum*, *fluitans*), *Rhynchostegium* (*rusciforme*), *Orthothecium* (*rufescens*), *Orthotrichum* (*rivulare*), *Racomitrium* (*aciculare*, *patens*, *protensum*), *Schistidium* (*apocarpum* var. *rivulare* und *gracile*), *Fissidens* (*rufulus*, *grandifrons*, *serratus*).

Sowohl im lebenden wie im getrockneten Zustande lässt sich ein flottirendes Laubmoos von einem aërophilen auf den ersten Blick hin unterscheiden. Vor allem springt der in die Länge gezogene Vegetationskörper in die Augen, der dadurch zu Stande kommt, dass eine Parallelrichtung der Achsen zweiter und höherer Richtung mit Bezug auf die Hauptachse eintritt. Auch suchen wir bei anderen Laubmoosen vergeblich nach einer so reichen Verästelung und Gliederung wie sie fast ausnahmslos den flottirenden Arten eigenthümlich ist. Hierdurch geben sie uns ebenfalls ein Mittel an die Hand, um zu entscheiden, ob man es in einem bestimmten Falle mit einem

1) Vgl. die allgemeinen Bemerkungen über Wasserpflanzen in Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen II.



Land- oder einem Wassermoos zu thun hat. Durch die Verlängerung des Vegetationskörpers und das Auftreten einer so weitgehenden Verästelung wird erreicht, dass das rinnende Wasser beim Bespülen der Rasen möglichst wenig Reibung zu überwinden hat und diese die engsten Wasserläufe, wie sie nicht selten in Gebirgsbächen mit starkem Gefäll zu beobachten sind, bewohnen und sich auf weite Erstreckung (oft mehrere Fuss, z. B. bei Fontinalisarten) ausdehnen können. Bei dem starren Habitus der meisten grösseren pleurocarpischen Bryineen würde der Aufenthalt in den reissenden Wassermassen der Gebirgsbäche unmöglich sein. Die Erscheinung der ausgedehnten Verzweigung erkläre ich mir folgendermaassen: Mit der Ausbildung neuer Aeste geht das Absterben derjenigen, welche nächst der Anheftungsstelle am Stämmchen entstanden, Hand in Hand. Durch die Anlage neuer Aeste wird jedoch für die losgelösten basalen Zweige Ersatz geschaffen, so dass das Assimilationssystem keine Beeinträchtigung erleidet. Ein Stämmchen von *Fontinalis antipyretica* zeigt eine grosse Armuth an Blättern, deren geringe Anzahl in gar keinem Verhältniss zur Grösse des Moosindividuums steht. Es liegt auf der Hand, dass alle flottirenden Moose neben Biegungsfestigkeit auch auf Zug- und Torsionsfestigkeit in Anspruch genommen sind. Man muss sich darüber wundern, dass fusslange Fontinalisstämmchen, welche doch nur mit einer fadendünnen Achse am Gestein festgewachsen sind, die Gewalt der Wassermassen eines reissenden Gebirgsbaches aushalten können, ohne losgerissen zu werden, indessen täuscht man sich, wenn man hieraus auf die Construction besonderer festigender Vorrichtungen schliessen wollte. Wie bei den Landmoosen begegnen wir auch hier dem einfachen Hohlcyylinder, der aus Stereiden besteht, die nach Sch w e n d e n e r den Wettbewerb mit den Bastzellen höherer Pflanzen aufnehmen können. Sie sind nach H a b e r l a n d t „nicht bloss durch ihre langgestreckte, prosenchymatische Gestalt und ihre verdickten Wände, sondern häufig auch durch das Vorhandensein von longitudinal- oder schief-spaltenförmigen Tüpfeln als specifisch mechanische Zellen gekennzeichnet. Wie oben ausgeführt wurde, hält im Grossen und Ganzen das Absterben der basalen Aeste und Neubildung derselben im oberen Theil gleichen Schritt. Infolgedessen ist eine Aenderung oder Verstärkung im mechanischen System unnöthig, da keine bemerkenswerthe Oberflächenvergrösserung eintritt. Die absolute Festigkeit betrug bei *Fontinalis antipyretica* 315,5 g und bei *Rhynchostegium rusciforme* 336 g. Diese Zahlen sind Mittelwerthe aus den Resultaten von je 15 Versuchen. Zum Vergleich führe ich die

Mittelwerthe der Moosstämmchen einiger anderer Arten an: *Polytrichum commune* 1571,3 g, *Thamnum alopecurum* 1807,4 g, *Climacium dendroides* 1115,4 g, *Grimmia Hartmanni* 76 g und *Dicranum longifolium* 55 g.

Bei Vergleichung der Achsendurchmesser von Land- und Wassermoosen ergibt sich, dass erstere verhältnissmässig dünne und biegsame Stämmchen besitzen, wodurch es ihnen möglich ist, leicht der Richtung des fliessenden Wassers zu folgen. Auch wird durch Ausbildung dünner Achsen eine Oberflächenverkleinerung und infolge dessen eine Herabsetzung der Reibung herbeigeführt.

Bei den typischen Bryophyten des fliessenden Wassers spielt die Beblätterung eine nicht unwesentliche Rolle. In der Regel sind die Blätter lang und schmal, wodurch leicht das Einstellen derselben in die Stromrichtung ermöglicht wird. Man kann stets beobachten, dass bei *Fontinalis antipyretica* die Blätter an ruhigen oder nur wenig bewegten Stellen eines Baches in einem Winkel von ungefähr  $45^{\circ}$  von der Achse abstehen, wogegen sie sich da, wo das Gefälle stark ist, dicht an das Stämmchen anlegen. Nicht selten zeigen die Blätter der flottirenden Moose eine starke Faltung in der Längsrichtung, wodurch die Gestalt eines Nachens mit scharfem Kiele nachgeahmt wird. Als Beispiel diene *Fontinalis antipyretica*, an dessen Blätter diese scharfe Faltung und Nachengestalt sich sehr gut erkennen lassen. Selbst wasserbewohnende Varietäten aërophiler Laubmoose zeigen die Tendenz zur Ausbildung längerer Blätter, als die Landbewohner. Beispielsweise seien genannt die Varietäten *gracile* und *rivulare* von *Schistidium apocarpum*, die Abarten von *Amblystegium riparium* und mehrere *Sphagnum*-formen. Auch hier erreichen die Stämmchen bedeutende Länge (bei der fluthenden Form von *Sphagnum Cymbifolium* z. B. 40 cm), die Blattinternodien werden grösser, die Verästelung nimmt nach der Stämmchenspitze zu, so dass diese Wasserformen habituell nicht mehr an die landbewohnende Stammart erinnern. Aehnlichen Fällen begegnen wir bei den Lebermoosen, von denen einige aus der Abtheilung der foliosen Jungermanniaceen, wie die im fliessenden Wasser lebenden Formen von *Scapania undulata* und *Chiloscyphus polyanthus* die betr. Merkmale sehr deutlich zeigen.

Auch bezüglich der Sporogonstiele weichen die flottirenden Laubmoose sehr erheblich von den aërophilen ab. Zahlreiche Arten haben Sporogonien, die man als ungestielt oder eingesenkt bezeichnet. Hierher gehören die Arten von *Fontinalis*, *Cinclidotus* und *Conomitrium*. *Dichelyma falcatum* hat Seten von 1 cm, *Dichelyma capilla-ceum* nur solche von 0,5 cm.



# Länge der Seten von 20 (Mittelwerthe)

im fließenden Wasser lebenden Arten	cm	auf Erde, Gestein und Bäumen vorkommenden Moosen	cm	in stehendem Wasser, Sumpf odor Moor lebenden Arten	cm
Hypnum arcticum . . . . .	1	Hypnum squarrosum . . . . .	3	Hypnum cuspidatum . . . . .	3
Thamnium alopecurum . . . . .	1,5	" loreum . . . . .	4	" cordifolium . . . . .	5
Amblystegium riparium . . . . .	2,2	" brevirostrum . . . . .	2	" commutatum . . . . .	4
" fluviatile . . . . .	3	" triquetrum . . . . .	3	" aduncum . . . . .	5
Rhynchostegium rusciforme . . . . .	2	" chrysophyllum . . . . .	2	" Sendtneri . . . . .	5
Brachythecium plumosum . . . . .	1,5	Hypnum umbratum . . . . .	2	" stellatum . . . . .	3
" rivulare . . . . .	2,5	" splendens . . . . .	3,5	Camptothecium nitens . . . . .	4
Fontinalis antipyretica . . . . .	0	" Schreberi . . . . .	3	Climacium dendroides . . . . .	3
" gracilis . . . . .	0	" purum . . . . .	3	Thuidium tamariscinum . . . . .	4
" squamosa . . . . .	0	" uncinatum . . . . .	1,5	" Blandowii . . . . .	5
Diehellyma faleatum . . . . .	1	" cupressiforme . . . . .	2,5	Hookeria lucens . . . . .	2
" capillaceum . . . . .	0,5	" pratense . . . . .	3,2	Fissidens adiantoides . . . . .	2
Hypnum faleatum . . . . .	2,5	" Crista Castrensis . . . . .	5	Polytrichum gracile . . . . .	6
" ochraceum . . . . .	1,5	Plagiothecium silvaticum . . . . .	3	" commune . . . . .	8
" molle . . . . .	2	" denticulatum . . . . .	1,5	Philonotis fontana . . . . .	5
Cinclidotus aquaticus . . . . .	0	" undulatum . . . . .	4,5	Meesia tristicha . . . . .	7,5
Racomitrium aciculare . . . . .	1	" latebricola . . . . .	0,8	Aulacomnium palustre . . . . .	5
" protensum . . . . .	1	Rhynchoslegium striatum . . . . .	2	Mnium affine . . . . .	5
" patens . . . . .	0,4	Brachythecium Rutabulum . . . . .	2	Bryum pseudotriquetrum . . . . .	5
Blindia acuta . . . . .	0,7	Homalothecium sericeum . . . . .	1,5	Dicranum palustre . . . . .	4
Mittlere Länge der Seta: = 1,21 cm		Mittlere Länge der Seta: = 2,65 cm		Mittlere Länge der Seta: = 4,52 cm	

Als von der Kissen- und Polsterbildung xerophiler Laubmoose die Rede war, unterliess ich es, darauf aufmerksam zu machen, dass ihre Kraft, Wasser aufzusaugen, das Produkt sehr zahlreicher kleinerer, kapillarer Saugkräfte ist. Gelangt Wasser auf ein Polster, so wird es zunächst von den Blättern der Stämmchenspitzen aufgefangen, zum Theil direct durch die Membranen dem Zellinnern zugeführt oder wenn Turgescenz schon vorhanden ist, den Reservoirien zugeführt. Die Blätter besorgen vor allem das Auffangen des Wassers, in Kissen die den Spitzen der Stämmchen zunächst gelegenen; in anderen Fällen sind auch die tiefer an der Axe inserirten Blätter betheiligt. Sie bilden auch die erste und zwar sehr vollkommene Wasserleitung und infolge besonderer Gestaltung der basalen Partie vorzügliche Wasserbehälter. Fast ohne Ausnahme nämlich sind die Blätter der Laubmoose mehr oder weniger gefaltet, besonders in ihrem oberen Theile. Die concave Seite ist dann stets nach oben gekehrt, vom teleologischen Standpunkt aus betrachtet, die vortheilhafteste Ausbuchtung. Die Tiefe der Aushöhlung eines Blattes hängt hauptsächlich von dem Winkel ab, den die Ränder, d. h. die von der Mediane des Blattes beiderseits gelegenen Flächen mit einander einschliessen. Tiefrinnige, d. h. solche Blätter, deren Seitenflächen einen sehr spitzen Winkel bilden, sehen einem scharfgekielten Boot ähnlich (*Phyllogonium*, *Fontinalis*), weniger ausgehöhlte Blätter ahmen mehr die Gestalt eines flachen Löffels nach (*Mnium*, *Barbula*, zahlreiche pleurocarpe Bryineen). Die Ausbuchtung kann sich sogar verdoppeln (*Andreaea*), so dass zwei Wasserleitungskanäle das Blatt durchfurchen. Bei den meisten Laubmoosen findet ein deutlicher Uebergang des oberen rinnenförmigen Theils in eine mehr ausgehöhlte, breitere, basale Partie statt. An der Uebergangsstelle ist in der Regel eine Knickung wahrzunehmen, deren konvexe Seite auf der Bauchseite des Blattes liegt. Von Wichtigkeit in Bezug auf das Wasseraufsaugen mag auch die Divergenz der Blätter sein, denn es leuchtet ein, dass ein Moos mit geringer Blattdivergenz ungleich mehr im Stande ist, mit den allseitig hervorstehenden Blattspitzen von oben kommendes Wasser aufzusaugen, als solche, die beispielsweise eine Divergenz von  $\frac{1}{2}$  (*Phyllogonium*, *Conomitrium*, *Fissidens*, *Distichium*) oder  $\frac{1}{3}$  (*Fontinalis*, *Dichelyma*) haben. Hand in Hand mit kleinerem Divergenzwinkel geht auch die ausgedehntere Bildung von Blattkapillaren und basalen Reservoirien selbst. Sollen Blätter mit geringer Divergenz in der genannten Weise kapillar wirken, so müssen selbstverständlich auch die Anheftungsstellen möglichst bei einander liegen, weil ein Stämmchen mit geringer Divergenz und



grossen Internodien seiner Blätter sicher nicht mehr in Bezug auf Wasseraufsaugen leisten kann, als ein solches mit grösserer Divergenz und kurzen Internodien. Es kommt zuweilen vor, dass die basale Blattpartie das Stämmchen in der Weise umgibt, dass ihre Ränder auf der der Anheftungsstelle gegenüberliegenden Seite übereinander greifen, so dass ein Hohlcylinder, der vom Stämmchen durchsetzt wird, entsteht. In ihrer Gesammtheit bilden die Blätter eines Stämmchens eine Röhre, deren Inneres zum Theil von der Axe ausgefüllt ist. Man kann sich wohl kaum eine vorzüglichere Einrichtung zum Festhalten von Wasser denken. Bei *Phyllogonium speciosum*<sup>1)</sup> tritt diese Röhre bei schwacher Vergrösserung unter dem Mikroskop deutlich hervor. Gelegentlich der Untersuchung der Arten von *Phyllogonium* fiel mir deren überaus regelmässige zweizeilige Beblätterung auf und erweckten in mir die Vermutung, dass sie mit einer zweisehnidigen Scheitelzelle wachsen. In der That bestätigte sich meine Vermuthung. Der verticale Abstand der scharfgefalteten ausgewachsenen Blätter ist so gering, dass der Kiel jedes höheren Blattes weit in die Ausbuchtung des nächst tieferen Blattes in derselben Orthostiche einschneidet. Durch dieses Ineinanderrücken nähern sich die Blattflächen, es entstehen zwischen ihnen kapillare Räume, die sich zur Saugung und Speicherung des Wassers vortrefflich eignen. Noch grössere Vollkommenheit erreicht der Wasserspeicherungsapparat, sobald es im basalen Theil zur Ausbildung kleinerer Blatthöhlen kommt, welche an die auriculae der Lebermoose erinnern. Durch den Besitz solcher Oehrchen sind *Phyllogonium* fulgens, mehrere ihm verwandte Arten und insbesondere zahlreiche Neckeraceen ausgezeichnet, bei letzteren sind sie oft schneckenförmig eingerollt. Diese Oehrchen unterscheiden sich auch durch ihren anatomischen Bau von dem übrigen Theil des Blattes. Ihre basale Lage, ihre Gestalt und ihre Zellbildung veranlasste mich, sie als Organe zur Wasseransammlung zu deuten.

Die Fähigkeit der Laubmoose, Wasser zu speichern, wird bedeutend dadurch gesteigert, dass sich die Ränder am Grunde der Blätter decken, was zur Folge hat, dass die Reservoirs vergrössert und dichter gemacht werden, ebenso wird durch diese Berührung und Deckung der Blattränder das Wasser am schnellen Hinabgleiten zum Boden verhindert. Von diesen Verhältnissen kann man sich am besten überzeugen, wenn man unversehrte Stämmchen in Paraffin einbettet und darauf Querschnitte durch geeignete Stellen desselben herstellt. Flottirende Moose zeigen entweder gar keinen oder nur

1) Von Prof. Goebel in Venezuela gesammelt.

sehr geringen Zusammenhang zwischen den einzelnen Blättern, ihre Lebensbedingungen sind derart, dass sie solche Vorrichtungen zum Wasserspeichern nicht nöthig haben, zudem sind die Blattinternodien so weit von einander entfernt, dass die Deckung der Blattränder fast ganz ausgeschlossen ist.

Es gibt eine grosse Anzahl von Bryophyten, die vermöge ihrer scheinbar zweizeiligen Beblätterung vorzügliche Reservoirs ausbilden. Die Blätter werden um so mehr Wasser speichern können, je geringer ihre Divergenzen und verticalen Distanzen und je kleiner die Fläche ist, welche, ohne gedeckt zu sein, direct mit der Aussenwelt in Verbindung stehen. Wellige, zur Längsrichtung der Blätter senkrecht verlaufende Ausbuchtungen tragen zur Vergrösserung der capillaren Wasserbehälter bei (die meisten *Neckera*-Arten, *Plagiothecium undulatum*). Verflachte Stämmchen haben u. A. unsere einheimischen Gattungen *Homalia* und *Hookeria*. Wenn wir berücksichtigen, dass die verflachten Stämmchen durch Aneinanderlagerung ebenfalls das Wasser wie die Blätter festhalten, so können wir uns leicht eine Vorstellung von der Wassermenge machen, die ein aus zahlreichen, vielleicht aus Hunderten von Stämmchen bestehender Rasen von *Neckera crispa*, *complanata* u. s. w. zu speichern im Stande ist. Die Mehrzahl aller zweizeilig beblätterten Laubmoose, wie *Neckera* und *Homalia*, bewohnt Felsen und Baumstämme, die *Plagiothecien* gedeihen meist an humösen, feuchten Localitäten, *Hookeria lucens*, unsere heimische Art, ist an quellige, stark beschattete Oertlichkeiten gebunden.

An ein Laubmoosblatt wird eine um so bedeutendere Wassermenge oberflächlich haften können, je grösser seine Oberfläche ist, es stehen also Oberflächengrösse und Wasseraufnahme in directem Verhältniss zu einander. Die Oberflächenvergrösserung eines Blattes kann nun erstens dadurch herbeigeführt werden, dass die Zellaussenwände nach aussen hin sich vorwölben, und zweitens dadurch, dass besondere Organe oberflächlich zur Ausbildung gelangen, die man Papillen nennt. Bei *Timmiella anomala* und *Barbula flexisetata*, deren Blätter eine zweischichtige Lamina besitzen, wird die Rippe sowohl als die Blattfläche auf der Bauchseite von einer Schicht von Zellen überzogen, deren jede sich stark conisch nach aussen vorwölbt. Solchen Zellen, für welche man die Bezeichnung „Mamillen“ gewählt hat, begegnen wir bei den Arten von *Timnia*, mehreren pleurocarpen Bryineen, bei *Bartramia ithyphylla* u. a. Durch diese mamillösen Vorwölbungen der Zellaussenwände gewinnt z. B. die Oberfläche des Blattes von *Timmiella anomala* das Aussehen einer Ebene, auf welche massenhaft



kleine, kegelförmige Berge von gleicher Höhe aufgesetzt sind, die durch Thäler, deren Sohlen ebenfalls auf gleichem Niveau liegen, von einander getrennt sind. In diesen Vertiefungen können sich grössere Wassermengen anhäufen, als wenn das Blatt vollkommen glatte Oberseite hätte, und kann leicht, indem es die Abhänge jener kleinen conischen Emergenzen durchdringt, in das Zellinnere gelangen.

Grundverschieden von den Mamillen sind die Papillen, welche als kleine, vereinzelt stehende oder gehäufte, wasserhelle Höckerchen die Oberfläche der Moosblätter in der mannigfachsten Art auskleiden. In der Regel stellen sie massive Kegelchen dar, doch kommt es auch vor, dass sie an ihrer Spitze zwei oder mehrere Ausstülpungen von gleicher oder verschiedener Grösse hervorbringen. Optisch und Reagentien gegenüber verhalten sich die Papillen genau wie die hyalinen Haare, mit denen sich der nächste Abschnitt beschäftigt, woraus ich schliesse, dass sie dieselbe chemische Constitution wie letztere haben. Mit den hyalinen Haaren haben sie weiter gemein, dass sie das schnell aufgenommene Wasser sehr schwer wieder abgeben. Wenn wir die Papillen als Vorrichtungen zur Wasseraufnahme und Herabsetzung der Transpiration deuten, so müssen naturgemäss alle diejenigen Moose die ausgiebigste Papillenbildung zeigen, welche an stark besonnten Stellen wachsen. Thatsächlich sind nun auch die auffälligsten Beziehungen zwischen Standort und Papillenbildung vorhanden. Reiche derartige Bildungen weisen auf die an sonnigen Localitäten vorkommenden Arten von *Encalypta*, *Barbula*, *Racomitrium*, *Hedwigia*, *Grimmia*, *Weisia* und viele andere xerophile Formen. *Sphagnaceen*, *Leucobryaceen*, flottirende Moose, Bewohner des feuchten Waldbodens, *Mnia*, *Hypnaceae*, *Hookeriaceae*, die meisten *Bryaceae*, die meist sumpfige, moorige Stellen lieben, weiter die kurzlebigen *Phascaceae* in der Mehrzahl, die Arten von *Fissidens* haben glatte, sehr selten etwas papillöse Blätter. Sehr interessant ist die Anordnung der Papillen auf den Blättern der *Racomitrium*-Arten. Die Chlorophyllzellen durchziehen in parallelen Reihen, seitlich durch lange, stark verdickte und getüpfelte Membranen getrennt, das Blatt. Diese Membranen sind nun mit einem weit höheren papillösen Wall bedeckt als die Aussenwand der Chlorophyllzelle selbst; die bei Anwendung einer schwachen Vergrösserung zahlreiche Höckerchen sehr gut erkennen lässt (Fig. 34). Der Papillenüberzug der verdickten Längs-

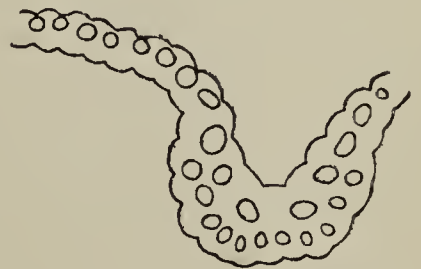


Fig. 34. Querschnitt durch die Blattrippe von *Racomitrium lanuginosum*.

wände hat seine tiefsten Stellen stets über dem Lumen der Chlorophyllzellen und es rücken diese je nach der grösseren oder geringeren Dicke der betreffenden Papillenstellen weniger oder mehr nach der Blattoberfläche mit kurzen Worten, die Vertiefungen der Papillen der Längswände sind stets auf die Lumina der Chlorophyllzellen aufgesetzt (Fig. 34). Es schien oft, als ob die Zellaussenwand an manchen Punkten von äusserst feinen Poren durchsetzt sei, etwas Bestimmtes vermag ich jedoch nicht darüber zu äussern.

Als Anpassung an die Wasseraufnahme und als Schutzmittel gegen zu weitgehende Transpiration können wir auch die hyalinen Haare und Blattspitzen zahlreicher Laubmoose auffassen. Diese Gebilde sind entweder glatt oder mit Zähnen oder papillenartigen Höckerchen ausgestattet. Durch den Besitz hyaliner Haare sind nur die Bewohner stark besonnener Oertlichkeiten, freiliegender Felsen, erraticheer Blöcke, sonstiger Geröllmassen, der Haiden und der nackten Erde ausgezeichnet. Die Glashaare an der Spitze der Blätter, wie sie auch genannt werden, sind im Stande, unter bedeutender Zunahme ihres Volumens Wasser momentan aufzunehmen. Um über die Schnelligkeit der Wasseraufnahme und der damit verbundenen Volumenvergrößerung Aufschluss zu erlangen, wurden lufttrockene, losgelöste Haare der Blätter von *Barbula membranifolia*<sup>1)</sup>, die wegen ihrer bedeutenden Länge zu solchen Beobachtungen sehr geeignet ist, unter das Deckglas gelegt und die Veränderungen beobachtet, welche bei der Aufnahme von Wasser vor sich gingen. Bei Berührung des Glashaares mit letzteren trat die plötzliche Streckung des zuvor hin und her gewundenen Glashaares ein; gleichzeitig vergrösserte es seinen Umfang sehr beträchtlich. Beispielsweise betrug der Durchmesser eines Haares im trockenen Zustand 53,90  $\mu$ , nach der Benetzung jedoch 77  $\mu$ , es hatte also eine Zunahme von 23,1  $\mu$  stattgefunden. Nachdem das Haar seine Turgescenz vollständig wiedererlangt hatte, wurde das Deckglas und überschüssige Wasser beseitigt und die Vorgänge bei der Eintrocknung beobachtet. Es stellte sich heraus, dass die Wasserverdunstung sehr lange Zeit in Anspruch nahm, denn das Blatthaar führte erst Hunderte von Krümmungen und Windungen aus, bis es vollständig trocken geworden war. Leitung des Wassers durch das Haar nach dem übrigen Blatttheil findet nicht statt, wie zahlreiche Versuche mit Blättern von *Barbula membranifolia* und *Racomitrium lanuginosum* bewiesen. Es wurden nämlich die Blätter so eingeklemmt und aufgestellt, dass sie nur mit dem obersten Theil des Glashaares

1) Todtes Material wurde zu diesen Versuchen verwendet.



in eine Eosinlösung tauchten. Das Haar wurde turgescent, die grünen Theile des Blattes jedoch nicht. Da die Glashaare in der Natur stets eine aufrechte Stellung einnehmen, so können sie wohl Wasser aufsaugend, nicht aber leitend wirken. In den meisten Fällen tragen auch nur die Blätter an der Stämmchenspitze hyaline Haare, in unteren Theilen sind sie in der Regel abgestorben, wie bei vielen Arten von *Grimmia* zu beobachten ist; auch einige Formen von *Barbula* und *Racomitrium* verhalten sich in gleicher Weise. Obwohl z. B. zwischen den hyalinen, schopfigen Blatthaaren des Stämmchenendes von *Barbula membranifolia* ein tüchtiger Tropfen Wasser festgehalten werden kann, so dienen nach meiner Ansicht die Haare in erster Linie zum Schutz gegen übermässige Transpiration, sie spielen biologisch ganz dieselbe Rolle wie die luftgefüllten, dichtverwebten Haarzellen von *Gnaphalium* *Leontopodium*, *Draba stellata*, *tomentosa*, *Artemisia Mutellina* und zahlreicher anderer höherer Pflanzen. Unsere deutsche Flora verfügt über eine nicht geringe Anzahl von Laubmoosen mit hyalinen Haaren oder Blattspitzen, von denen ich einige hier aufzählen will: *Polytrichum piliferum*, *Coscinodon pulvinatus*, *Hedwigia ciliata*, *Grimmia anodon*, *crinita*, *pulvinata*, *orbicularis*, *leucophaea*, *apocarpa*, die xerophylen Arten von *Racomitrium*, mehrere *Barbula*-arten, wie *membranifolia*, *ruralis*, *muralis* u. a. Die Ansicht, dass die hyalinen Haare zur Herabsetzung der Transpiration dienen, wird durch die Thatsache gestützt, dass Varietäten obiger Moose ihre Haare nicht ausbilden oder sehr stark reduciren, sobald sie auf feuchten Stellen oder gar in fließendem Wasser vorkommen. *Racomitrium canescens*, ohne Zweifel eine xerophile Art, besitzt in seiner Normalform Blätter mit langem Glashaar; dieses kommt bei var.  $\gamma$  *epilosum*<sup>1)</sup>, welche an feuchten Stellen gedeiht, vollständig in Wegfall, den Uebergang zu dieser Abänderung vermittelt var.  $\beta$  *prolixum*, bei welcher die hyaline Partie nur noch in Gestalt eines kleinen Spitzchens existirt, für die aber sonst dasselbe wie für var.  $\gamma$  gilt. Von dem verwandten *Racomitrium lanuginosum* ist ebenfalls eine Varietät  $\beta$  *subimberbe* bekannt geworden, eine Schattenpflanze, bei der das hyaline Haar sehr starke Rückbildung erfahren hat. Die var.  $\beta$  *validius* von *Racomitrium sudeticum*, an nassen Localitäten vorkommend, entbehrt ebenfalls vollständig des Glashaares. In gleicher Weise verhält sich *Grimmia apocarpa* bezüglich seiner flottirenden Formen *gracilis* und *rivularis*. Ein

1) Diese und die folgenden Angaben sind entnommen: Limpricht, Die Laubmoose in Rabenhorst: Cryptogamen Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. II. Aufl.

sehr günstiges Beweismittel steht uns in *Hedwigia ciliata* zur Verfügung. An trockenen, sonnigen Stellen, auf den nacktesten Felsen wächst die var.  $\beta$  *leucophaea*, die hyaline Spitze nimmt fast die Hälfte der breiten und dicht gestellten Blätter ein, an schattigen und feuchten Orten gewinnt der grüne Blatttheil an Ausdehnung, die Stellung der Blätter wird lockerer (var.  $\beta$  *secunda*), bei var.  $\gamma$  *viridis* schliesslich, die unter gleichen Verhältnissen wie var.  $\beta$  wächst, ist kaum noch ein Anzeichen des bei var.  $\beta$  so stark entwickelten Glashaars vorhanden. Aus den angeführten Beispielen geht hervor, dass die Ausbildung hyaliner Haare von äusseren Wachsthumfactoren, von physikalischen Zuständen abhängt. Bryophyten, welche sumpfige oder moorige Stellen bevölkern, auf feuchtem Waldboden vegetiren, eine flottirende Lebensweise führen oder solche, die, wie die *Leucobryaceen*, *Sphagnaceen*, die Arten von *Calymperes*, *Syrrophodon* und *Encalypta* mit einem inneren vorzüglichen System kleiner Wasserreservoirs versehen sind, bringen derartige, zur Herabsetzung der Transpiration dienende hyaline Haare nicht hervor, weil sie fast immer von einer mit Feuchtigkeit gesättigten Atmosphäre oder von Wasser selbst umgeben und infolge dessen vor Austrocknung hinreichend geschützt sind. Man kann also vom Standort auf das Vorhandensein oder Fehlen hyaliner Haare schliessen, selbstredend unter Berücksichtigung aller übrigen Strukturverhältnisse.

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass Blatthaltung und Blattbewegung nach dem Stämmchen hin zum Schutze gegen zu weitgehende Transpiration dienen. Bei der Blatthaltung handelt es sich stets um eine Einrollung von den Blatträndern her, an der sich jedoch die ganze Blattfläche betheiligt; es gibt aber auch eine Anzahl Arten, bei denen die Rippe keine Krümmung von den beiden Seiten her erfährt, sondern nur die meist einschichtigen Laminarpartien biegen sich zum Schutze gegen übermässige Transpiration wie ein Mantel über die Rippe auf. In den meisten hierher gehörigen Fällen handelt es sich um Arten, die auf der Oberseite der Blattrippen in Gestalt von chlorophyllführenden Lamellen und Fäden vorzügliche Wasseransammlungsapparate hervorbringen. Hier verhält sich die Rippe analog wie die mittlere Gefässbündelpartie der Grasblätter, während die seitlichen Zellflächen den beiden Grasblattlaminahälften entsprechen. Infolge der Entwicklung der Lamellen und Fäden wird die Oberfläche des Blattes um ein Vielfaches vergrössert, wodurch naturgemäss den Sonnenstrahlen ein um so ausgedehnteres Insolationfeld dargeboten ist. In diese Kategorie gehören alle *Polytrichaceen*, *Pottia subsessilis*, *cavifolia* und mehrere



Barbulaformen, z. B. *B. aloides*, *chloronotos*, *membranifolia*, *rigida* und *ambigua*. Gewöhnlich sind die Wände der Laminartheile bedeutend verdickt, namentlich gilt dies von der Unterseite, welche nach der Aufbiegung nach oben zu liegen kommt. Bei *Pottia cavifolia* (Fig. 35) und *subsessilis* sind die Membranen der Unterseite stark cuticularisirt und um diese Schicht breiter als die Wände der Oberseite. Ebenso treten bei *Barbula* Unterschiede in der Dicke der Membranen auf Laminaober- und unterseite hervor. Für das Leben dieser Moose kann es nur von Vorthail sein, wenn die Rippe nicht an der Aufbiegung theilnimmt, weil andernfalls Lamellen und Fäden mit grosser Gewalt in einander geschoben, dadurch das in den Capillaren noch vorhandene Wasser hinausgepresst und die Hohlräume, welche jene im trockenen Zustand zur directen Speicherung des von oben auf sie gelangenden Wassers zwischen sich lassen, ganz beseitigt oder auf ein

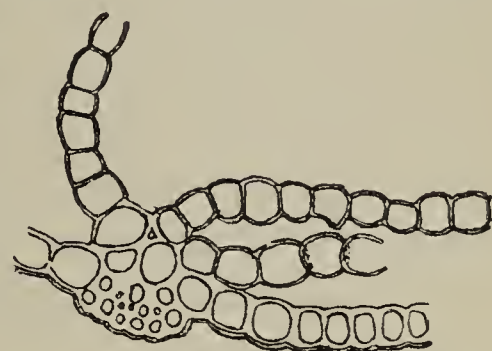


Fig. 35. *Pottia cavifolia*.

das denkbar geringste Maass herabgedrückt würden. Die mit stark verdickten Wänden versehenen Laminapartieen erstrecken sich in der Regel nur so weit, als die Lamellen, bezw. Fäden reichen; nach unten gehen sie in ein sehr zartwandiges Gewebe über. Was die Umhüllung von Seiten der Schutzmäntel anlangt, so ist zu bemerken, dass sie entweder noch einen Spalt übrig lassen (*Polytrichum*, *Barbula aloides*, *membranifolia*) oder dass sich ihre Ränder berühren oder übereinanderlegen (*Pottia cavifolia*, *Psilopilum arcticum*). Im Grossen und Ganzen entspricht aber immer die Grösse der Laminapartieen der Ausdehnung des Lamellen- und Fädensystems.

Man könnte meinen, dass letztere wegen ihres Chlorophyllgehaltes als Assimilationsorgane, nicht aber als Apparate zur Wasserspeicherung anzusprechen seien. Bastit<sup>1)</sup> cultivirte Stämmchen von *Polytrichum* unter Wasser, wodurch die Nichtausbildung der Lamellen hervorgerufen wurde. Das ist aber nicht einmal nöthig, denn man erzielt, wie ich es auf Veranlassung des Herrn Professors Goebel that mit *Polytrichum* und *Catharinea undulata* that, denselben Erfolg, wenn man die Moose in einer andauernd mit Feuchtigkeit gesättigten Atmosphäre cultivirt. Es geht daraus hervor, dass die Lamellen wahrscheinlich als Anpassungen an die Wasseraufnahme zu interpretiren sind, das assimilatorische Moment kommt erst in zweiter Linie in Betracht. Die Endzellen der Fäden und die Randzellen der Lamellen

1) *Revue générale de botanique* 1891 Tome troisième p. 378 u. 379.

tragen stets Papillen (stumpf conisch bei den Polytrichaceen, mit Auszweigen bei den meisten in Frage kommenden Barbulaarten), was ebenfalls für die Beziehung derselben zur Wasseraufnahme spricht. Die bei anderen Moosen unmittelbar auf der Zellaussenwand stehenden Papillen sind hier auf schlanken Fäden und Lamellen in die Höhe gehoben. Sehr vorthellhaft ist auch die Stellung der Lamellen und Fäden, sobald sie nicht über die ganze Rippe verbreitet sind. Sie bevorzugen nämlich immer die obere Blattpartie. Fällt Regen zur Erde nieder, so wird er von den Cisternen der Blattspitze aufgefangen und gespeichert. Man kennt bis jetzt keinen Fall, wo Lamellen und Fäden auf den basalen Blatttheil beschränkt wären. Bei den Barbulaarten, bei *Pottia cavifolia* und *subsessilis*, *Psilopilum arcticum*, *Catharinea undulata*, *tenella*, *Oligotrichum hercynicum* nehmen die betr. Organe nur den oberen Theil des Blattes ein, bei *Polytrichum* sind die Rippen theils ihrer ganzen Länge nach (*Polytr. gracile*, *septentrionale*, *piliferum*), theils nur in ihrem oberen Theil mit Lamellen überzogen (*P. nanum*, *aloides*), für *Dawsonia* gilt der vorletzte Fall. Ihrem Vorkommen in der Natur nach zerfallen die mit Lamellen und Fäden ausgestatteten Arten in Bewohner feuchter, schattiger, selbst sumpfiger Localitäten auf der einen, und in Bewohner mehr sonniger, steriler Oertlichkeiten auf der andern Seite. Zahlreiche Polytricha, die Barbulaformen sämmtlich, *Pottia cavifolia* und *subsessilis* bevorzugen sonnige Orte, die Arten von *Catharinea*, *Oligotrichum* und manche Polytricha gedeihen an feuchten, schattigen Stellen. Typische Wassermoose entwickeln nie Lamellen oder Fäden. Anklänge an diese Bildungen finden wir bei der mit *Polytrichum* verwandten Gattung *Timmia*, *Campylopus polytrichoides* besitzt auf der Unterseite seiner Blätter lamellenähnliche Bildung von sehr schwankender Länge.

Die Blätter einer grossen Anzahl von Laubmoosen erzeugen an dem Grunde auf der Oberseite stark verzweigte, bräunliche Fäden, welche ohne Zweifel gleichfalls als wasserspeichernde Vorrichtungen fungiren. In ihrer Gesammtheit stellen sie einen mehr oder weniger dichten Filz dar. Jeder einzelne verästelte Faden entspringt einer Zelle des Blattgrundes. Natürlich hängt das Speicherungsvermögen von der Dichtigkeit des Filzes ab.

Eine sehr hervorragende Rolle im Haushalte der Moose muss dem Filze des Stämmchens zufallen, den einfachen oder gegliederten Fäden von bräunlicher Farbe, deren wasserhaltende Kraft ausser Zweifel steht. Es würde zu weit führen, wollte ich hier die Gründe anführen, welche mich veranlassen, den Filz nur als wasserspeichernde, nicht aber als



wasserleitende Vorrichtung aufzufassen. Es tritt bei manchen Moosen so massenhaft auf, dass die Blätter nur mit ihren Spitzen noch aus ihm hervorragen. Natürlich entspricht der Dichtigkeit und Mächtigkeit der Filzbildungen deren wasserspeichernde Kraft. Aus der Thatsache, dass Sumpfinoose in sehr zahlreichen Fällen sehr dicht belfizte Stämmchen besitzen, schliesse ich z. B., dass der Centralstrang kein Wasser, das doch in grösster Menge zur Verfügung steht, nach oben leitet; das Stämmchen bezieht seinen Wasserbedarf aus der dichten, peripherischen Umhüllung. So viel mir bekannt ist, entwickeln die flottirenden Moose keinen Filz, ihre Achsen sind nackt, was beweist, dass der Filz mit der Wasserfrage in innigster Beziehung steht. Wenn man Moose, die sich in der Natur durch starke Filzbildung auszeichnen, längere Zeit in Wasser oder in einer mit Feuchtigkeit gesättigten Atmosphäre cultivirt, so unterbleibt die Filzbildung, wodurch ebenfalls wahrscheinlich gemacht wird, dass der Filz zur Wasseraufnahme in Beziehung steht.

---

Zum Schlusse spreche ich Herrn Professor G o e b e l für reiche Belehrung und vielseitige Anregung meinen verbindlichsten Dank aus.

---

# Die Makrosporen und das weibliche Prothallium von *Selaginella*.

Von  
Ernst Heinsen.

(Mit Tafel XVI.)

## Einleitung.

Der genetische Zusammenhang der höheren Pflanzen mit den Gefäßkryptogamen wird bekanntlich durch die heterosporen Lycopodiaceen, insbesondere durch die Gattung *Selaginella* vermittelt. Die Untersuchungen von Mettenius, Hofmeister, Pfeffer und Anderen haben dieses nahezu in erschöpfender Weise dargethan. Den genannten Forschern war es indessen nicht gelungen, die Entwicklung der Makrosporen der Selaginellen, von ihren ersten Anfängen bis zur Reife, in allen Einzelheiten klar zu legen. Die Untersuchungen stammen sämtlich aus einer Zeit, in der die technischen Hilfsmittel für die mikroskopischen Untersuchungen pflanzlicher Objecte noch sehr der Vervollkommnung bedurften.

Auf Anregung des Herrn Prof. Dr. Falkenberg unterzog ich daher die genannten Makrosporen einer eingehenden Untersuchung unter Zuhilfenahme der neuesten technischen Methoden. Die Resultate dieser Arbeit, die manches ganz Neue und manches von den Angaben der älteren Autoren Abweichende ergeben hat, sollen in Nachfolgendem besprochen werden.

Die Ergebnisse der bisherigen ausführlichsten Untersuchungen über die Entwicklung der Makrosporen sind bekanntermassen durch Pfeffer in der Abhandlung: „Entwicklung des Keimes der Gattung *Selaginella*“<sup>1)</sup> niedergelegt worden. Da nun die Resultate meiner Beobachtungen vielfach zu den Pfeffer'schen Ergebnissen im Gegensatz stehen, so möchte ich vor Allem seine diesbezüglichen Ansichten in Kürze besprechen.

---

1) Vergl. Botanische Abhandlung aus dem Gebiet der Morphologie und Physiologie. Herausg. v. Hanstein. Heft 4, pag. 19—32.



Bei den Makrosporen von *Selaginella* befindet sich unterhalb des Sporenscheitels, der Innenfläche der Intine anliegend, ein Zellgewebe von meniskenförmiger Gestalt, das hier vollständig endogen entstandene Prothallium.

Dasselbe soll nach Pfeffer's Ansicht bei *Selaginella Martensii* in der Mitte meist aus drei übereinander gestellten Zellen bestehen, seitlich soll dessen Zellzahl auf zwei und mit oder auch unmittelbar vor den keilförmig auslaufenden Randzellen auf eine herabsinken. Die dem Sporenraum angrenzenden Zellwände, behauptet Pfeffer, sind verdickt und schliessen gleichsam zu einem Diaphragma zusammen.

Ueber den Inhalt der Makrosporen von *Selaginella lepidophylla* spricht sich Pfeffer dahin aus, dass bei den Sporen, die kaum ein Viertel ihrer endlichen Grösse erreicht haben, der Intine eine sehr dicke Protoplasmaschicht aufgelagert sei. Diese soll einen klaren, wasserhellen Inhalt umschliessen, in welchem ein grosser Zellkern liegt.

Nach den Untersuchungen dieses Forschers sammelt sich unterhalb des Scheitels der Spore, dem Wandprotoplasma angelagert, jedoch nicht recht scharf von demselben abgegrenzt, eine meniskenförmige Schicht Protoplasma, welche das Licht allem Anschein nach schwächer als jenes bricht. Etwas weiter entwickelte Sporen konnte Pfeffer an dem ihm zu Gebote stehenden Material nicht finden.

Aus dem Umstande, dass bei noch nicht völlig ausgewachsenen Sporen das Prothallium zwar schon vielzellig ist, die volle Zellzahl des Reifezustandes aber erst durch wiederholte Theilung in tangentialer und radialer Richtung erreicht wird, schliesst Pfeffer, dass, zusammengehalten mit dem von ihm beschriebenen jugendlichsten Entwicklungsstadium, das Prothallium wahrscheinlich ähnlich wie bei *Marsilia* durch wiederholte Zelltheilung einer Protoplasamasse entsteht.

Wie bekannt, reissen etwa sechs bis sieben Wochen nach der Aussaat die grossen Sporen längs den Scheitelkanten auf, zugleich wölbt sich das Prothallium merklich aus der Exine hervor. Die Volumenzunahme des von der Intine umschlossenen Raumes ist offenbar eine wesentliche Ursache des Aufspringens der äusseren Sporenhaut.

Pfeffer glaubt nach seinen Untersuchungen annehmen zu dürfen, dass das Prothallium, noch ehe dieses geschieht, seine Zellzahl durch radiale und tangentielle Theilung vermehrt habe und erst jetzt die Bildung einiger Archegonien beginne, und dass ausserdem im übrigen Sporenraum eine Neubildung von Zellen sich entwickele.

Pfeffer behauptet des Weiteren, dass sich etwa 14 Tage vor dem Aufspringen der Sporen ein Theil der Proteinkörner mit der

fetteichen Grundmasse zu einem trüben Protoplasma vermenge, in welchem die noch übrigen geformten Proteinkörner vertheilt wären. Nach seiner Meinung bilden sich um diese Zeit unter dem das Prothallium abgrenzenden Diaphragma sphärische Ballen. Während die Formirung derselben fortschreitet, sollen sich die erstgebildeten mit einer Cellulosemembran, die sofort mit dem Diaphragma in Continuität tritt, umkleiden.

Die mit resistenter Membran umkleideten Zellen älterer Sporen schildert Pfeffer als in einzelnen Fällen allseitig freiliegend, jedoch bald in Verband tretend. Die sphärischen Massen erklärt er als freigebildete Primordialzellen, von denen er, da die so ungemein trübe Inhaltsmasse eine klare Beobachtung verhindert, nicht sagen kann, ob sie einen Zellkern besitzen, wenn ihm auch die Existenz eines solchen mehr als wahrscheinlich ist.

Von der Zellbildung in dem Theil der Spore, der nach der Aussaat mit sphärischen Ballen erfüllt ist, sagt Pfeffer schliesslich, dass zuerst eine über das ganze Diaphragma gelagerte Zellschicht erscheine, und von dieser die Neubildung der primordialen Zellen sowohl als auch deren Umkleidung mit fester Membran, in manchen Fällen an allen Punkten mit gleicher Geschwindigkeit nach der Basis der Spore hin ausrücke. Die erste Bildung des Endosperms lässt Pfeffer, der dem fraglichen Gewebe diese Bezeichnung gegeben, ziemlich eiligen Schrittes vor sich gehen und schliesst hieran seine Ansicht, dass bei dem Aufreissen der Exine meistens die Hälfte des Sporenraumes unterhalb des Diaphragmas mit Zellgewebe erfüllt sei.

Da die Ursache, die Pfeffer zu den eben genannten, vielfach nicht ganz richtigen Resultaten gelangen liess, wohl besonders in der damaligen noch unvollkommenen Untersuchungsmethode zu finden ist, und da auch das gewöhnliche Einbettungsverfahren späterer Forscher bei der Makrosporenuntersuchung von *Selaginella* nicht zweckentsprechend ist, so musste dasselbe daher in manchen Punkten dem Objecte gemäss modificirt werden.

Aus diesen Gründen müssen wir auf die Einzelheiten des von mir angewandten Einbettungsverfahrens etwas näher eingehen. Meinen Untersuchungen legte ich Mikrotomschnitte von  $\frac{1}{200}$  bis  $\frac{1}{300}$  mm zu Grunde.

### Einbettung.

Die grosse Zartheit der zu beobachtenden Objecte liess es rathsam erscheinen, verschiedene Fixirungsmethoden zu versuchen. Der Erfolg zeigte, dass von den in Anwendung gebrachten Mitteln Essigsäure,



Pikrinsäure, Jodwasser und Chromessigsäure insofern mangelhafte Resultate ergaben, als häufig das Plasma der Spore collabirte. Dieser Uebelstand wurde indessen gänzlich vermieden durch eine 10 Minuten dauernde Einwirkung von einer Mischung aus 1,0 g Chromsäure, 0,4 g Osmiumsäure und 0,4 g Essigsäure mit 200 g Wasser, oder eine drei Minuten dauernde Einwirkung einer 1proc. Sublimatlösung. Mit gleich gutem Erfolge wandte ich ein zweimaliges schnelles Eintauchen in kochendes Wasser an. Zur Einbettung gelangten erstens die fertilen Sprossspitzen, dann die reifen, ausgefallenen Sporen und endlich eine Aussaat derselben. Das Entwässern der Sporen geschah in bekannter Weise durch successive Einwirkung von Alkohol mit anfangs sehr geringem, später immer zunehmendem Procentgehalt. Nachdem schliesslich das Material 24 Stunden in absolutem Alkohol gelegen, wurde der absolute Alkohol erneuert, und das Object der Einwirkung desselben nochmals 24 Stunden ausgesetzt. Hierauf wurde das Material mit wasserfreiem Aether und darauf mit Chloroform in derselben Weise behandelt. Die Anwendung des Aethers empfiehlt sich, weil die Sporen in Chloroform sonst schwer zum Untersinken zu bringen sind. Gebraucht man statt Chloroform Xylol, so wird die vorstehende Uebertragung von Alkohol in Aether überflüssig. Das Xylol bezüglich Chloroform sättigte ich in der Kälte mit Paraffin; nach ein bis zwei Tagen fügte ich zu der kaltgesättigten Lösung so viel Paraffin hinzu, als sich bei einer Temperatur von 58° lösen wollte.

Da das Paraffin schwer durch das Makrosporangium dringt, so half ich mir in Fällen, wo die Grösse desselben die Möglichkeit zuließ, dadurch, dass ich die Sporangienwand mit einer Präparirnadel durchstach. Die allerjüngsten Stadien sind wieder leicht permeabel. Daher gelang es mir, von sämtlichen Altersstufen gut mit Paraffin durchtränkte Objecte zu erhalten. Nach frühestens fünf Tagen waren die Sporen vom Paraffin durchdrungen. Eine Beschleunigung in diesem Einbettungsverfahren oder ein kürzeres oder längeres Einwirken der oben genannten Fixierungsmittel ergab ungünstige Resultate. Als Aufklebemittel der Mikrotomschnitte kamen theils Celloidin mit Nelkenöl, theils Quittenschleim zur Anwendung, je nach der Natur der anzuwendenden Reagentien.

### I. Das Plasma der Spore.

Schon Hofmeister fand in seinen „Vergleichende Untersuchungen der höheren Kryptogamen“, dass sich im Makrosporangium von Sela-

ginella eine einzige Zelle in vier Special-Mutterzellen theilt. Aus diesen gehen dann die vier Makrosporen hervor, die ihre Scheitel einander zukehren. Bei allen von mir untersuchten Arten — *Selaginella Martensii*, — *lepidophylla*, — *Willdenowiana*, — *denticulata*, — *apus*, — *erythropus*, — *helvetica*, — *serpens*, — *Douglasii*, — *glauca* und *pilifera* — konnte ich die Angaben Hofmeister's bestätigen. In keinem Fall und bei keiner der von mir untersuchten Arten fand ich drei Sporen, wie Spring in seiner „Monographie de la famille des Lycopodiacees“ anführt.

Betrachten wir nun die einzelnen Sporen näher, so finden wir, dass schon in den jüngsten Stufen eine Sporenhülle<sup>1)</sup> von einem Sporeninhalt zu unterscheiden ist. Beide machen einen plasmaartigen Eindruck, beide werden durch Plasmatinctionsmittel, insbesondere durch Anilinblau, gleich lebhaft gefärbt; trotzdem ist eine Verschiedenheit unverkennbar, da sie durch einen schmalen, dunklen Saum von einander getrennt sind. Der plasmatische, homogene und farblose Inhalt enthält an der Stelle, wo sich später der Scheitel der Spore befindet, einen Kern, der in diesem Stadium etwa ein Sechstel des ganzen Sporeninnenraumes einnimmt.<sup>2)</sup> In der Mitte dieses Kernes ist eine grosse Vacuole vorhanden, ausserdem enthält er noch einen oder zwei grosse Nucleolen, von denen jeder ein oder zwei Körperchen in sich birgt, über deren Natur ich keine Klarheit gewinnen konnte. Um den Kern mit seinen Einzelheiten deutlich zur Anschauung zu bringen, wandte ich als Färbemittel Essigcarmin, Haematoxylin und Methylgrün mit Erfolg an; weniger günstig erwies sich die Benutzung von Saffranin, da dieses sowohl das Plasma als auch die Sporenhülle mitfärbte. Sehr schöne Doppelfärbung erreichte ich durch die P. Mayer'sche Carminlösung und eine Nachbehandlung der Schnitte mit einer alkoholischen Lösung von Anilinblau. Bei diesem Verfahren färbt sich das Plasma nebst seiner Sporenhülle, welche durch die Carminlösung nicht tingirt werden, blau, wohingegen die hochrothe Färbung des Kernes unverändert bleibt. In dem Kern heben sich die Nucleoli durch stärkere Färbung deutlich ab und in diesen wieder die zuvor erwähnten Körperchen, so dass innerhalb des Kernes eine dreifache Farbenabtönung, jede durch scharfe Ränder von der anderen getrennt, zu erkennen ist.

---

1) Ich spreche hier und später noch öfter von einer „Sporenhülle“, da Exine und Intine erst später auftreten und verschieden hiervon sind.

2) Figur 1, 2 und 3 k.



Bei etwas weiter vorgeschrittenen Sporen ändert sich das Aussehen des Plasmas, dasselbe bekommt jetzt eine netzartige Struktur, zahlreiche Hohlräume treten auf. Diese Hohlräume schienen bei den Sporen, welche behufs Paraffin-Einbettung in der oben angegebenen Weise mit Alkohol behandelt worden waren, nach Entfernung des Paraffins inhaltsleer. Ein Vergleichsversuch mit Material, welches nur kurze Zeit mit schwachem Alkohol behandelt worden war, ergab mit Osmiumsäure eine Schwärzung innerhalb der Hohlräume. Es ergibt sich daraus, dass der Inhalt der Hohlräume aus Fetten und Oelen besteht.

Mit dem zunehmenden Alter der Spore wird das Plasmanetz beständig weitmaschiger; die Hohlräume erweitern sich; schliesslich verschwindet das trennende Plasmanetz und die gesammten Hohlräume fliessen zu einer einzigen fetterfüllten Vacuole zusammen. Das gesammte Plasma befindet sich jetzt nur an der Sporenwandung. Es liegt derselben gleichmässig an und zeigt nur in der Scheitelregion eine grössere Mächtigkeit. Während dieses Vorganges hat sich der Kern, sowie auch seine Einschlüsse, bedeutend vergrössert. Gleichzeitig mit dem Auftreten des rein wandständigen Plasmas zeigen sich an Stelle des einen grossen zwei kleinere Kerne; auch sie liegen am Scheitel der Spore, dort wo der Plasmabelag eine grössere Stärke aufweist. Umgeben sind die beiden neugebildeten Kerne von dichterem Plasma. In keinem Falle gelang es mir, mit Sicherheit eine Kerntheilungsfigur nachzuweisen, doch fand ich den Scheitelkern des Oefteren langgestreckt, so dass eine Theilung, ähnlich derjenigen der Chlorophyllkörner, durch Einschnürung und nachfolgendes Auseinanderfallen nicht unwahrscheinlich wird. Die Tinctionen, die ich in dieser Entwicklungsstufe anwandte, ergaben dieselben Resultate wie die früheren. Anilinblau färbte das Plasmanetz und den späteren Plasmabelag ebenso intensiv wie zuvor; die Kerne wurden durch die P. Mayer'sche Lösung, Essigcarmin, Haematoxylin und Methylgrün gefärbt.

Die Weiterentwicklung der Spore geschieht hierauf in der Weise, dass der Plasmabelag, besonders in der Scheitelregion, bedeutend an Mächtigkeit zunimmt. Ausserdem tritt hier eine Vermehrung der Kerne und die erste freie Zellbildung auf. Mit dem Heranreifen der Spore bilden sich im Innern derselben Proteinkörner; diese sind bald in so grosser Anzahl vorhanden, dass der ganze Innenraum der Spore mit ihnen vollgepfropft ist. Die grosse Masse derselben erschwert es, einen klaren Einblick in die Weiterentwicklung der Spore zu erhalten. Anfänglich gelang es mir nicht, mich über die

Anzahl der Kerne und deren Lagerungsort zu vergewissern, denn sowohl Essigcarmin wie auch Saffranin und Haematoxylin färbten die Proteinkörner äusserst stark. Da auch das Methylgrün unsichere Bilder ergab, so versuchte ich durch Pepsinverdauung diese Hindernisse zu beseitigen. Zu diesem Zweck wandte ich eine Lösung von 1,0 Pepsin in 3,0 Wasser und 0,2 Salzsäure an. In dieser liess ich die Schnitte bei einer Temperatur von  $50^{\circ}$  zwei Stunden liegen. Eine Einwirkung von dieser Dauer zerstörte die Proteinkörner fast gänzlich, ohne die Kerne viel zu schädigen. Die Resultate, die ich auf solche Weise erzielte, waren überraschend günstig. Zu der Zeit, wo die Proteinkörner aufzutreten beginnen, ist der ganze Innenraum der Spore mit einem zarten Plasmanetz durchzogen, ähnlich demjenigen, welches die ölgefüllten Hohlräume umschloss, jedoch engmaschiger. Bei ungenügender Verdauung zurückgebliebene Proteinreste liessen deutlich erkennen, dass jedes einzelne Korn von einer dünnen Plasmaschicht umgeben ist. Am Scheitel der Spore, in der Region der freien Zellen, deren jede einen Kern besitzt, werden die Proteinkörner durch erheblich dickere Plasmaschichten getrennt. Daraus ergibt sich, dass in gleichen Flächenräumen die Zahl der Proteinkörner in der Scheitelregion verringert erscheint.

Zellkerne sind ausschliesslich in der oben erwähnten Schicht vorhanden, im übrigen Sporenraum fehlen sie gänzlich. Dass der körnige Inhalt der Spore wirklich aus Protein besteht, konnte ich auch durch Millon's Reagens nachweisen.

Nachdem nun in dieser Stufe die Existenz und Lage von Kernen und Zellen in Folge der Pepsinverdauung klargelegt war, blieb mir noch übrig, nach Zellwänden innerhalb des Sporenplasmas zu suchen. Schon sehr bald kann das erste Auftreten von zarten Zellmembranen nachgewiesen werden, da die Cellulosereaction (Jod mit Schwefelsäure und Chlorzinkjod) durch die Pepsineinwirkung nicht beeinträchtigt wird. Die ersten Anfänge von Zellwandbildung zeigen sich als schwache Streifen in nächster Nähe der Sporenwand, und zwar treten sie hier zunächst als Radialwände (einer einzigen Zellschicht am Sporenscheitel) auf. Allmählich bilden sich dann Tangentialwände, denen sich wiederum neue Radialwände anfügen.

Auf diese Weise schreitet die Ausbildung der Zellen vom Scheitel der Spore aus progressiv nach dem Innern derselben vor. Es braucht wohl nicht besonders bemerkt zu werden, dass allemal der Membranbildung das Auftreten von Kernen in der entstehenden Zelle vorausgeht.



Bei allen von mir untersuchten Sporen der Selaginellen — es sind dieses die theils oben erwähnten, *Selaginella Martensii*, — *lepidophylla*, — *Willdenowiana*, — *denticulata*, — *erythropus*, — *serpens* und *glauca* — fand ich schon beim Ausfallen der Spore ein beträchtliches Zellgewebe in denselben vor. Die Entstehung desselben beginnt, wie schon gesagt, an dem Scheitel der Spore und schreitet von hier aus allmählich in's Innere derselben vor. Die Zellwandbildung scheint im Allgemeinen mit dem Alter der Spore gleichen Schritt zu halten. Ich fand an demselben fertilen Spross in den jüngeren, schon Proteïn enthaltenden Sporen zuweilen wenige Zellreihen, zuweilen aber auch schon eine bedeutende Anzahl derselben, in den darunter sitzenden älteren häufig schon den ganzen Sporenraum mit Zellgewebe ausgefüllt. Ich spreche hier nicht von freien, sondern mit Membran umgebenen Zellen, deren Cellulose sich mit Chlorzinkjod und Jod mit nachfolgender Schwefelsäure nachweisen liess. In derselben Weise, wie es schon Pfeffer erwähnt, sah ich die Zahl der Zellreihen von der Mitte aus nach der Sporenhülle zu abnehmen. Die Randzellen verlaufen keilförmig.

Die Cellulosereagentien vor der Pepsinbehandlung ergaben nur geringen Erfolg. Obwohl die Reaction hin und wieder eintrat, konnte ich kein deutliches Bild von den Lagerungsverhältnissen der Zellwände erhalten. Ganz vorzügliche Präparate bekam ich hingegen mit Chlorzinkjod bzw. Jod mit Schwefelsäure, wenn das Object zuvor durch Pepsinverdauung von den Proteïnkörnern befreit worden war. Bringt man hiernach die Schnitte auch noch in eine Carminlösung nach P. Mayer, so erhält man ein sehr anschauliches mikroskopisches Bild, indem die tiefroth gefärbten Kerne von den durch Chlorzinkjod blaugefärbten Zellwänden umschlossen werden. Je näher die Kerne dem Scheitel der Spore zu liegen, je älter also die Zelle, desto kleiner sind sie. In dem Raum, in welchem noch keine Zellwandbildung stattgefunden hat, sind auch keine Kerne vorhanden.

Aeusserst interessant zeigte sich die Zone, wo das Zellgewebe an den zellfreien Theil der Spore angrenzt. Hier sieht man besonders grosse, oft langgestreckte Kerne liegen; dieselben werden oft glockenartig in der Weise von den Zellwänden umschlossen, dass das offene Ende dem mit Proteïnkörnern angefüllten Innenraum zuliegt. Auch hier gelang es mir nicht, Kerntheilungsfiguren aufzufinden. Das gänzliche Fehlen derselben, die Längsstreckung der Kerne, die oft in der Mitte eingeschnürt erscheinen, wie auch das häufige nahe Aneinanderliegen von zwei oder drei Kernen, lässt es auch hier wie in

dem zuvor erwähnten jüngeren Stadium der Spore, wo dieselbe nur einen Scheitelkern enthält, wahrscheinlich erscheinen, dass die Vermehrung der Kerne durch einen einfachen Zerfall derselben erfolgt. Zum Vergleich untersuchte ich auch die vegetativen Theile von *Selaginella*, und zwar speciell die Sprossspitzen. Auch hier fand ich oft langgestreckte, bisquitartig geformte Kerne, auch hier lagen häufig zwei oder drei Kerne fast sich berührend neben einander, aber niemals kam mir eine Kerntheilungsfigur zu Gesicht.<sup>1)</sup>

Die Kerne, welche aus dem einen grossen Scheitelkern hervorgehen, werden mit jeder neuen Theilung, die sie erfahren, auch kleiner.

Die Proteinkörner, die in der zuvor erwähnten Entwicklungsstufe regellos vom Plasmanetz umschlossen waren,<sup>2)</sup> schliessen sich in der folgenden Phase ballenartig zusammen.

Das Auftreten der Zellwände bedingt eine Gruppierung in einzelne Haufen. Schon vor dem Gebrauch von Pepsin fiel mir die Regelmässigkeit dieser zu grossen Klumpen vereinten Proteïnmassen auf. — Ein eigenartiges Bild lieferten dicke Mikrotomschnitte bei kurzer Pepsineinwirkung und nachfolgender Cellulosereaction. Aus den angeschnittenen Zellen war das Proteïn entfernt; ihre Zellmembranen traten deutlich hervor, während die unverletzten Zellen das vorher geschilderte undeutliche Bild ergaben. Nicht minder interessant berührte der Anblick solcher Schnitte, bei denen ausserdem noch die Tinctionsmittel Essigcarmin oder Saffranin angewandt worden waren. Die Proteïn enthaltenden Zellen waren durchaus roth gefärbt und liessen keinerlei Differenzirung erkennen, dagegen waren die hiervon befreiten Zellen, bis auf den lebhaft gefärbten Kern, farblos.

Um mir auch Klarheit über die weiteren Veränderungen der so beschaffenen Sporen, nach einer Aussaat derselben, zu verschaffen, wurden Makrosporen und Mikrosporen unter Beachtung der erforderlichen Vorsichtsmassregeln auf Torf und Fliesspapier ausgesäet. Zur Aussaat gelangten Sporen von *Selaginella Martensii*, — *lepidophylla*,

---

1) Das gänzliche Fehlen von Theilungsfiguren legt die Vermuthung nahe, dass die Kerntheilung möglicherweise nur während der Nacht vor sich gehe, wie von einigen Algen behauptet worden ist. In Folge dessen sammelte ich auch während der Nacht von Stunde zu Stunde Sprossspitzen sowohl wie Makro- und Mikrosporen ein, ohne meinen Zweck, Theilungsfiguren aufzufinden, zu erreichen. Ich wurde dadurch in meiner oben erwähnten Ansicht über die Art der Theilung nur bestärkt.

2) Fig. 9 y.



— apus, — Willdenowiana, — helvetica und glauca, und zwar wurden jeden zweiten Tag Sporen von der Aussaat aufgenommen und in derselben Weise wie die fertilen Sprossspitzen, und die aus denselben ausgefallenen reifen Sporen behandelt.

An dieser Stelle will ich es nicht versäumen, nebenbei eine Beobachtung zu erwähnen, die von der lang anhaltenden Keimfähigkeit der Selaginellen-Makrosporen Zeugnis ablegt. Nachdem ich von den ursprünglich ausgesäeten Sporen stets die keimenden Grossen-Sporen fortgenommen und mich dann nach vier Wochen langem Warten davon überzeugt hatte, dass keine weiteren Sporen gekeimt hatten, setzte ich der alten Aussaat neue Mikrosporen hinzu. Nach Verlauf von acht Wochen hatten abermals viele Makrosporen gekeimt. Dasselbe Beginnen wurde jetzt von mir wiederholt. Auf diese Weise habe ich mich davon überzeugen können, dass die Makrosporen der genannten Selaginella-Aussaat jedenfalls noch nach  $1\frac{1}{2}$  Jahr keimfähig sind.

Komme ich nun auf die Veränderung der Grossen-Sporen, welcher dieselben nach der Aussaat unterworfen sind, zurück, so sei zunächst erwähnt, dass mich alle Mikrotomschnitte, die durch die ausgesäeten Makrosporen gelegt wurden, überzeugten, dass die Weiterentwicklung derselben hauptsächlich in einer Zellvermehrung in dem Sporenplasma besteht. Zugleich ist aber auch eine Grössenzunahme der ganzen Spore zu bemerken. Die jüngsten Zellen, sei es nun, dass sie vor oder nach der Aussaat gebildet wurden, erscheinen immer sehr gross und rundlich. Erst später, wenn dieselben durch das Auftreten tangentialer und radialer Wandungen in kleinere Zellschichten zerlegt worden sind, haben sie eine eckige Gestalt angenommen.

Bei meinen genauen Untersuchungen über die Entstehung der Zellmembranen fand ich niemals isolirte Zellen.

Neue Zellwandbildung tritt nur dort ein, wo schon ältere Zellen vorhanden sind.

Wie schon früher angegeben wurde, ist der Verlauf der Zellwandbildung in der Spore derartig, dass die erste Zellschicht am Scheitel entsteht und sich an sie nach und nach, und zwar der Basis der Spore zu, weitere Zellen anfügen. Dieser Vorgang ist jedoch nicht so aufzufassen, als ob die ganze Spore zunächst nur mit grossen, runden Zellen ausgefüllt würde und diese erst hernach durch tangentiale und radiale Wände in kleinere getheilt würden, sondern vielmehr so, dass zugleich mit der fortschreitenden Bildung neuer grosser Zellen auch bereits die älteren in kleinere zerlegt werden.

Bei den ausgesäeten Sporen, deren Inneres im Zusammenhang mit der Mutterpflanze schon gänzlich mit Zellgewebe ausgefüllt war, findet nur eine Zerlegung der grossen Zellen in viele kleinere statt.

Es sind also in allen Fällen die Zellen in der Scheitelregion stets kleiner als die im Innern der Spore gelegenen, doch ist die Grössenzunahme zu diesen hin eine ganz allmähliche. In vereinzeltten Fällen fand ich bei Sporen, in denen sich der junge Embryo schon entwickelt hatte, einen geringen Theil der unteren Spore frei von Zellgewebe. Das Fehlen der Zellwände constatirte ich auch hier durch das Ausbleiben der Cellulosereaction, während dieselbe in dem anderen Theil der Spore mit Genauigkeit eintrat. Auch in diesen Fällen suchte ich nach Kernen, konnte aber weder mit noch ohne Anwendung von Tinctionsmitteln einen Kern auffinden, so dass ich auch hier wieder festzustellen vermochte, dass die Kerne in den Makrosporen der Selaginellen nur im Zellverbände vorkommen und an Zellbildung gebunden sind. Ob für die Weiterentwicklung des Keimlings immer eine gänzliche Ausfüllung der Spore mit Zellwänden erforderlich ist, habe ich nicht verfolgen können.

Jedenfalls sind die Archegonien in den Sporen, die nicht völlig mit Zellwänden ausgefüllt sind, befruchtungsfähig. Eine erste Archegonienanlage habe ich bei den meisten von mir untersuchten Selaginellen-Arten bereits kurz vor der Trennung der Spore von der Mutterpflanze beobachten können.

Die Archegonien gehen aus den oberflächlichen, am Scheitel der Spore gelegenen, kleinen Zellen hervor; sie sind von den sterilen Nachbarzellen durch ihre Grösse kaum verschieden, doch ist ihr Inneres sehr plasmareich und mit grösserem Kern versehen. Die Entwicklung der Archegonien wurde bereits von Pfeffer eingehend behandelt. Irgend eine Abweichung in derselben fand ich bei meinen Untersuchungen nicht. In der Mehrzahl fand ich Archegonien nur bei ausgesäetem Material.

Ehe ich von dem Verhalten des Sporenplasmas und dessen Differenzirung von Selaginella auf deren Sporenhülle übergehe, will ich noch bemerken, dass ich in ersterem vergeblich nach einem eigentlichen Diaphragma gesucht habe. Wohl konnte ich in der Spore eine Zellfläche bemerken, die einen oberen Raum deutlich von einem unterem schied. Der obere Raum hebt sich dadurch scharf von dem unteren ab, dass in ihm die Proteinkörner fast völlig verschwunden sind, während in dem letzteren noch grössere Mengen dieser Substanz vorhanden sind. Die Zone, in der die Zellfläche auftritt, hat eine



veränderliche Lage; mit dem zunehmenden Alter der Spore nähert sie sich immer mehr der Sporenbasis.

Das Plasma in den Zellen, aus denen die Zellfläche zusammengesetzt wird, scheint mit Reservestoffen angefüllt zu sein. Es führt grosse Massen körnigen Inhaltes in sich. Ausserdem fand ich in diesen Zellen häufig kleinere, kreisrunde Gebilde von schwärzlicher Farbe, über deren Beschaffenheit ich keine Aufklärung erhielt. Gegen Tinctionsmittel zeigten sie sich unempfindlich. Meine Vermuthung, dass dieselben zurückgebliebene Oeltröpfchen sein könnten, bestätigte sich nicht.

Die tropfenartigen Gebilde konnten auf keine Weise mit Alkohol oder Aether entfernt werden. Auch unterliess ich es nicht den Inhalt der Zellen, die in dieser Zone liegen, auf eine etwaige Gegenwart von Stärke zu prüfen, doch blieb die Behandlung mit Jod stets ohne Erfolg. Es zeigte sich weder hier, noch in dem übrigen Theil der Spore eine Spur davon.

Die soeben beschriebene Zellfläche, die sich quer durch die ganze Spore zieht, habe ich nur bei solchem Material angetroffen, das längere Zeit als Aussaat gelegen hatte. Eine Verdickung der Wände in den Zellen, welche die besprochene Zellfläche bilden, habe ich nie bemerkt.

Bei den Sporen, die längere Zeit zum Keimen gelegen haben, kann man die Kerntinctionsmittel ohne Zuhülfenahme von Pepsin wieder in Anwendung bringen. Die mehr und mehr verschwindenden Proteinkörner verringern die Nebenfärbung, die zuvor durch die Eiweisssubstanzen verursacht wurde. Die Kerne treten nach einer Färbung mit Haematoxylin, besonders in den älteren Zellen, ziemlich deutlich hervor. Immerhin wird aber auch hier das mikroskopische Bild des Präparates entschieden deutlicher, wenn man das Object zuvor der Einwirkung des Pepsins ausgesetzt hat.

Wenn ich die Resultate meiner Untersuchungen jetzt noch einmal mit knappen Worten anführe, so muss ich hier vor allem hervorheben, dass das Sichtbarmachen der Zellwände und Kerne durch die Pepsinbehandlung mir bei meiner Arbeit ein wesentliches, ja unerlässliches Hilfsmittel gewesen ist.

### **Eigener Befund.**

Nach der Entfernung der Proteinkörner durch Pepsinverdauung gelangte ich zu den Resultaten, dass, im Gegensatz zu dem jüngsten Stadium der Makrosporen von *Selaginella*, in dem das netzartige Sporenplasma die ganze Intine ausfüllt, und in dem zellwandlosen Plasma

nur ein hervorragend grosser Kern enthalten ist, schon weit vor der Reife der Spore eine bedeutende Anzahl von Kernen vorhanden ist.

Da dieselben mitunter langgestreckt und von bisquitartiger Form sind, auch häufig zwei oder drei von ihnen hart aneinander liegen, so ist es nach meinem Dafürhalten nicht ausgeschlossen, dass die Vermehrung derselben durch ein einfaches Auseinanderfallen bewirkt wird.

Für diese Art der Theilung spricht auch das gänzliche Fehlen von Kerntheilungsfiguren sowohl in den Sporen, wie auch in den vegetativen Theilen der verschiedenen Selaginellen.

Der einzige grosse Scheitelkern enthält eine Vacuole und zwei Nucleolen, die einen besonderen körnigen Inhalt in sich einschliessen. Die sämtlich von dem Scheitelkern abstammenden Kerne werden mit jeder Vervielfältigung kleiner.

Die kleinsten Kerne liegen an dem Scheitel der Spore und in den ältesten Zellen.

Die Kerne in den Anlagen der Archegonien sind allerdings um ein Weniges grösser als diejenigen der Nachbarzellen.

Eine Anzahl bedeutend grösserer Kerne, die indessen niemals den Umfang des ursprünglichen Scheitelkernes erreichen, liegt an der Zone, die den zellwandlosen von dem mit Zellwänden versehenen Innenraum der Spore abgrenzt.

Abgesehen von den ersten freien Zellen ist das Vorkommen der Kerne an die Zellwandbildung gebunden.

In den jüngsten Stadien tritt vorübergehend am Scheitel der Spore freie Zellbildung auf. Derselben folgt schon frühzeitig in der noch völlig unreifen Spore das Auftreten von Zellwänden.

Schon vor der Reife der Spore reichen die Zellwände häufig bis an die Basis derselben. Der ganze Sporenraum ist also von ihnen durchzogen.

Das Vorhandensein eines Diaphragmas war nicht zu constatiren. Ebensowenig konnte im inneren Sporenraum das Auftreten isolirter Zellen beobachtet werden.

Die ersten Archegonienanlagen finden sich schon dann vor, wenn die Makrosporen noch mit der Mutterpflanze im engen Zusammenhange stehen.

Wenn ich nun meine Ergebnisse mit den Resultaten Pfeffer's vergleiche, so divergiren dieselben in vielen Punkten. Ich möchte daher die nicht übereinstimmenden Befunde sich hier noch einmal einander gegenüberstellen.



### Differenz der Pfeffer'schen und der vorliegenden Untersuchungen.

Aus den angeführten Beschreibungen Pfeffer's geht zunächst hervor, dass ein oberer, als Prothallium von ihm bezeichneter Theil der Makrospore von *Selaginella*, sich anders in seiner Entwicklung verhalten soll als der untere Raum der Spore, in welchem Pfeffer das Endosperm entstehen lässt. Seine Untersuchungen ergeben, dass in dem von ihm geschilderten meniskenförmigen Plasma eine zunächst nur dreireihige Zellzahl entsteht. Dieselbe ist schon bei der reifen Spore vorhanden, während eine Zellwandbildung im Endosperm erst 14 Tage vor dem Aufspringen der Spore — also lange Zeit nach der Aussaat derselben — erfolgen soll. Erst zu derselben Zeit, wo die Entwicklung des Endosperms beginnt, findet nach Pfeffer eine Zunahme der drei Zellschichten in dem Prothallium statt; dasselbe soll dann sechs- bis siebenschichtig werden<sup>1)</sup>. Dem gegenüber habe ich gefunden, dass sich der ganze Inhalt der Spore in durchaus gleichmässiger Weise entwickelt und nicht etwa ein bestimmter Theil in der Scheitelregion sich in bevorzugter und eigenartiger Weise ausbildet. Eine Ruheperiode in der inneren Ausbildung und eine darauf folgende erneute Zellbildung nach dem Aussäen in einem zweiten unteren Theile der Spore vermochte ich ebensowenig aufzufinden.

Ferner gibt Pfeffer als Zeitpunkt für das erste Auftreten der Archegonien die Zeit nach dem Aussäen an. Ich fand hingegen in häufigen Fällen bereits in Sporen, die noch mit der Mutterpflanze in Zusammenhang standen, Archegonienanlagen. Die weitere Ausbildung und das zahlreiche Auftreten derselben fällt allerdings in die von Pfeffer angegebene Zeit.

Jene sphärischen Ballen, von denen Pfeffer in dem Stadium spricht, wo sich die Exine der ausgesäeten Makrosporen dicht vor dem Aufreissen befindet, sind meiner Ansicht nach mit jenen rundlichen Zellen, die mit Proteinkörnern und einer fettreichen Grundmasse angefüllt sind, identisch. Die in dem trüben Sporenhalt schon vorhandenen Zellwände sind offenbar von Pfeffer übersehen worden.

Eine weitere Abweichung in meinem Befund ist das Fehlen eines Diaphragmas, welches nach Pfeffer das Prothallium von dem endospermartigen Gewebe trennen soll. Eine derartige Zellschicht mit verdickten Zellwänden, welche die Grenze der beiden genannten Gewebe bilden soll, fand ich nicht. Ich möchte jedoch dieses sogenannte Diaphragma mit der jedesmaligen Grenzschrift der durch

1) Vergl. auch Pfeffer's Entwicklung des *Selaginella*-Keimes S. 25.

secundäre Theilungen entstandenen, kleinen Zellen gegen die primären grossen Zellen identificiren, zumal die Grenzschrift stets mit der besprochenen Zellfläche zusammenfällt, die sich durch den eigenartigen plasmatischen Inhalt ihrer einzelnen Zellen auszeichnet.

Frei vorkommende Kerne, wie sie Pfeffer in dem noch zellwandlosen Endosperm vermuthet, sind nicht vorhanden. Nur dort, wo die Spore bei der Bildung von Zellwänden begriffen ist oder solche schon geschaffen hat, treten Kerne auf. Für den ersteren Fall möchte ich hier nochmals an die grossen Kerne erinnern, die sich an der Grenzzone des mit Zellwänden versehenen und des zellwandlosen Raumes innerhalb der Intine befinden. Sie bilden gleichsam den Abschluss des kerngefüllten Sporenraumes.

Die Existenz freiliegender Zellen, wie Pfeffer sie vorübergehend im Sporenraum angetroffen haben will, kann ich ebenso wenig bestätigen. Ich glaube mit Bestimmtheit annehmen zu dürfen, dass jene freiliegenden Zellen, die der genannte Forscher gefunden hat, durch den Schnitt oder durch Druck aus ihrem Zellverband herausgerissen wurden.

## II. Die Sporenmembran.

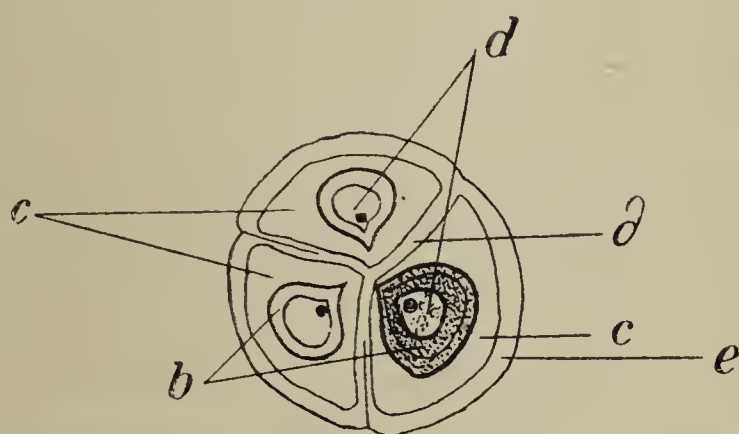
Mit Absicht liess ich bisher die Sporenmembran ganz unberücksichtigt; diese bietet in ihrer Entstehung und Entwicklung so viel Interessantes, dass ich es für angebracht halte, sie für sich zu behandeln. Schon beim Anfang meiner Arbeit sprach ich von einer Sporenhülle und sagte, dass dieselbe, in den jüngsten von mir beobachteten Stadien, kaum von dem Sporeninhalte zu unterscheiden sei. Legt man in dieser Entwicklungsstufe Mikrotomschnitte durch die fertilen Sprossspitzen von Selaginella-Arten, so zeigt sich in dem gut getroffenen Sporangium sowohl Sporeninhalt wie auch Sporenhülle von plasmaähnlicher Beschaffenheit; beide werden nur durch einen dunkelen Saum von einander geschieden. Aus dieser Sporenhülle, die sich im mikroskopisch betrachteten Schnitt wie ein Ring von Plasma ausnimmt, geht hernach Exine und Intine hervor. Man könnte vermuthen, dass dieser Ring aus der Zellmembran der Specialmutterzelle hervorginge, oder wenigstens in enger Beziehung zu ihr stände: wiederholte, sorgfältige Untersuchungen belehrten mich aber, dass dieser Ring nicht etwa aus der ursprünglichen Specialmutterzellmembran entsteht, sondern ebenso wie der Sporeninhalt lediglich ein Produkt des Plasmas der Specialmutterzelle ist.



Hofmeister äussert sich über die Entstehung der Selaginellen-Makrosporen in seinen „Vergleichende Untersuchungen der höheren Kryptogamen“ in derselben Weise, nur lässt er die entstandenen Sporen die Specialmutterzellmembran völlig ausfüllen.<sup>1)</sup>

Durch zahlreiche Beobachtungen konnte ich mich jedoch davon überzeugen, dass die Sporenhülle keineswegs der Special-Mutterzellmembran fest anliegt. Durch diese Erscheinung wird von vornherein der Ansicht, dass die genannte Sporenhülle durch Auflagerung von Substanz auf die Membran der Specialmutterzelle entstehen könnte, der Boden entzogen. Die Sporenhülle entsteht vielmehr im Inhalt der Specialmutterzelle derart, dass eine Plasmaschicht zwischen der letzteren und der Sporenhülle bestehen bleibt. In den jüngsten Stadien bleibt die Spore zunächst noch von dem Plasma und der Membran der ursprünglichen Specialmutterzelle umschlossen, ihr Ursprung ist ein endogener. Man kann also, um noch einmal kurz zusammenzustellen, von Innen nach Aussen folgende Schichten unterscheiden:

1. Plasma mit Kern;
2. schalenartige Sporenhülle (aus Plasma bestehend);
3. äussere Plasmaschale;
4. Membran der Specialmutterzellen;
5. alle 4 Sporen umschliessend, die Membran der Mutterzelle.<sup>2)</sup>



Sporenmutterzelle in Specialmutterzellen  
sich theilend.

Der äussere Rand der Sporenhülle ist in dieser Entwicklungsstufe noch völlig glatt. Die Spore (Plasmainhalt und Plasmaring), sowie das sie umgebende Plasma mit der Specialmutterzellmembran werden lebhaft von Jod, Anilinblau und Eosin durchdrungen. Die angewandten Tinctionsmittel bevorzugen keinen der genannten Theile durch intensivere Färbung. Chromsäure zerstört nicht nur den Plasmainhalt, sondern auch die plasmaartige Sporenhülle des eben erwähnten Alterszustandes fast momentan, und Osmiumsäure übt nicht die geringste Wirkung auf die

1) Hofmeister Vergl. Untersuchungen höherer Kryptogamen S. 119.

2) Fig. 2.

letztere aus. Plasmareactionen mit Millon's Reagens und einer Zuckerlösung mit nachwirkender Schwefelsäure führten zu keinem Resultat. Ich habe diesem Mangel eine allzugrosse Bedeutung nicht beigelegt, da die Reactionen mit beiden Mitteln schon an sich nicht immer gleichmässig eintreten, wo unzweifelhaft Plasma vorliegt, wie viel leichter kann nicht die Reaction durch die Vorbehandlung der Sporen beeinträchtigt werden!

Sobald die Spore um ein wenig älter geworden ist, hebt sich die Sporenhülle schärfer von dem Sporenhalt ab, und es beginnt eine erste Andeutung von Differenzirung, insofern als ihre Aussenschicht ein körniges Aussehen angenommen hat, die innere Schicht zeigt hingegen eine feine wellenartige Zeichnung. An der Berührungsfläche dieser beiden soeben beschriebenen, verschiedenartigen Schichten entsteht nun ein feiner Riss, doch scheidet derselbe die ineinander liegenden Ringe anfänglich nicht völlig; beide hängen nämlich durch Verbindungsbalken<sup>1)</sup> zusammen.

Zwischen diesen Verbindungsbalken befindet sich desorganisirte Substanz. Mit der Spaltung der Sporenhülle ist die Unterscheidung zwischen Exine und Intine gegeben, soweit von einem Unterschiede überhaupt die Rede sein kann. Zu derselben Zeit, wo diese Veränderungen in der Sporenhülle auftreten, bemerkt man auch eine Differenzirung in dem Plasma, das die Spore umgibt. Dasselbe ist streifig geworden und zwar füllen die Streifen in radialer Richtung den Raum zwischen Exine und Specialmutterzellmembran<sup>2)</sup>. Ihr Aussehen ist strahlenartig. Die Tinctionen, die in diesem Stadium gemacht wurden, verliefen im Ganzen wie die zuvor geschilderten, indem sich immer Plasma, Sporenhülle und Specialmutterzellmembran gleichmässig färbten; eine geringe Abweichung hiervon machte nur das die Sporen umgebende Plasma. Von diesem wurden einzelne Partien der Streifung lebhafter als andere gefärbt und zwar in solcher Weise, dass weniger gefärbte Strahlen mit intensiv gefärbteren abwechseln. Wodurch diese eigenthümliche Erscheinung hervorgerufen wird, habe ich mir nicht erklären können. Auch auf dieser Stufe setzte ich die Sporen den Einwirkungen von Chromsäure und Osmiumsäure aus, ohne wesentlich veränderte Resultate zu erlangen als bei den früheren Versuchen. Alles wurde völlig zerstört, es war noch keine Spur von Cuticularisirung festzustellen. Nur schien es mir, als ob die Zerstörung der äussersten körnigen Schicht der Sporenhülle durch Chromsäure längere Zeit in Anspruch genommen hätte als vorher.

1) Fig. 5, 6 und 10 w.

2) Fig. 4 und 5 c.



Nachdem nun die Trennung zur Exine und Intine einmal eingeleitet ist, verläuft sie sehr rasch weiter derart, dass die Verbindungsbalken zunächst gedehnt werden und dann häufig in der Mitte reißen. Es macht den Eindruck, als wenn sie aus einer dickflüssigen, zähen, leimartigen Masse beständen, die an zwei Seiten, von Exine und Intine festgehalten, durch Auseinanderziehen zerrissen wird. Dieses Auseinanderweichen der beiden Hüllschichten geht aber nicht gleichmässig um den ganzen Sporenkörper vor sich, sondern auch hier finden wir, wie beim Sporeninhalte, ein verschiedenes Verhalten zwischen Scheitel- und Fussregion.

Während beide am Scheitel noch ziemlich innig zusammenhängen, beträgt ihr Abstand an der Basis der Spore etwa die 4—5fache Dicke der Exine. Von hier aus nimmt derselbe allmählich nach der Spitze zu ab, so dass Exine und Intine an den beiden Seiten der Spore nur noch um die 2—3fache Dicke der äusseren Sporenhülle auseinanderweichen. Die gestreckten Verbindungsbalken sind in der Mitte dünner geworden, vereinzelt an dieser Stelle schon zerrissen. Zwischen ihnen befindet sich eine desorganisirte Masse, welche sich von der Exine abhebt und jetzt der äusseren Wölbung der Intine halbmondförmig anliegt<sup>1)</sup>.

Es sei hier erwähnt, dass sich die lange, mit sehr viel Makrosporen versehene Aehre von *Selaginella lepidophylla* besonders gut zum Verfolgen der einzelnen Stadien eignet.

In ähnlicher Weise wie zwischen Exine und Intine scheinen auf dieser Alterstufe der Spore die Trennungsvorgänge zwischen Exine und Special-Mutterzellmembran sich abzuspielen. Man sieht, dass auch hier die zuvor genannten tiefblaugefärbten, strahlenartigen Verbindungsstränge zwischen beiden zerreißen. Ein Unterschied in dem Verhalten einerseits zwischen Exine und Intine und andererseits zwischen Exine und Special-Mutterzellmembran besteht jedoch darin, dass der Ort der Zerreissung ein verschiedener ist. In letzterem Fall findet die Trennung nicht in der Mitte, sondern hart an der Special-Mutterzellmembran statt, die nun stark zu verquellen beginnt<sup>2)</sup>.

Färbt man solche Objecte mit Anilinblau, so zeigt es sich, dass die losgelösten Streifen, die für dieses Tincttionsmittel schon vorher sehr empfänglich waren, die Farbe noch begieriger verschlucken. Die erblassenden Streifen werden hingegen mit dem zunehmenden Alter

1) Fig. 5, 6, 7 u. 101.

2) Fig. 5.

der Spore dem Auge immer unsichtbarer; stellenweise treten Lücken an ihre Stelle. Dass diese Plasmastreifen von der inneren Spore verwerthet werden, scheint mir nicht ausgeschlossen. Leider ist es mir jedoch nicht gelungen festzustellen, in welcher Art und Weise dieses geschieht. Da indessen die Exine im reifen Zustande porös ist, wie ich hier schon erwähnen will, so darf ich jedenfalls mit Bestimmtheit annehmen, dass die Exine von jenen Plasmastreifen durchsetzt ist.

Während dieser Zeit, in der sich auch das Plasmanetz an die Intine zurückzieht, um hier wandständig zu werden (vergl. pag. 8), wird die Trennung zwischen Exine und Intine eine fast vollständige, nur am Scheitel habe ich niemals eine gänzliche Loslösung feststellen können. Im übrigen Trennungsraum verschwinden die Reste der ehemaligen Verbindungen; man sieht nur hin und wieder noch an der Exine und Intine kleine Hervorragungen; es sieht aus, als ob die zerrissenen Fetzen der Balken von Exine und Intine eingezogen würden. Diese Vorsprünge verlieren sich jedoch bald gänzlich, so dass die sich zuliegenden Ränder der Exine und Intine sehr schnell ein glattes Aussehen annehmen. Dieses Verhalten bestätigt wieder die Annahme einer teig- oder leimartigen Consistenz dieser Gebilde.

Die halbmondförmige, desorganisirte Masse bleibt hingegen noch lange zwischen beiden erhalten. Häufig traf ich dieselbe noch bei unentwickelt gebliebenen Sporen vor, die mit anderen im bereits reifen Sporangium eingeschlossen waren. Die Strukturverhältnisse der Intine sind inzwischen wesentlich anders geworden. Sie gleicht auf dem Querschnitt nicht mehr einem Band von gleichmässiger Beschaffenheit. Ihr äusserer Rand ist körnig geworden und hat viel Aehnlichkeit mit der Exine<sup>1)</sup>, während die wellenartige Zeichnung von dem breiteren inneren Theil beibehalten wurde. Es sei an dieser Stelle zugleich bemerkt, dass die Strukturverhältnisse der inneren Intine bei den verschiedenen Species von *Selaginella* geringe Abweichungen in der Zeichnung aufweisen, während ich eine solche niemals bei der Exine und der äusseren Intine der von mir untersuchten Arten fand. Stets war das Aussehen der beiden letzten ein körniges. Schon bevor die soeben angegebene Verschiedenheit innerhalb der Intine bemerklich wird, kündigt dieselbe ihr Auftreten schon dadurch, an, dass sich der innere Theil des Bandes anders gegen Tinctionsmittel verhält als der äussere. Bei Anwendung der Gram'schen<sup>2)</sup> Färbungsmethode wird

1) Fig. 5, 6 u. 10, i u. i<sub>1</sub>.

2) Zimmermann, Botanische Mikrotechnik pag. 145 § 260 u. pag. 180 § 321.



die Exine und die äussere Schicht der Intine bräunlich-violett gefärbt, auf die innere Schicht der letzteren wirkt nur das Eosin ein, dieselbe wird blassroth. Die Lösung von Peters<sup>1)</sup>, bestehend aus einer Mischung von Eosin, Methylenblau und Jodgrün, färbt in diesem Stadium die Exine grün, die innere Intine blau, während die äussere Intine eine Mischfarbe aus beiden annimmt. Wir haben hier eine Uebergangsstufe, in der die Exine und die äussere Schicht der Intine zu cuticularisiren anfangen; und zwar beginnt die erstere hiermit etwas früher als die letztere. Ein sehr übersichtliches Bild, in welchem alle Farbennuancen zwischen roth und blau, resp. zwischen blau, grün und roth auftreten, erhält man bei den verschiedenen Altersstufen der Sporen dann, wenn man einen Schnitt durch eine fertile Sprossspitze führt und diesen längere Zeit mit dem Gram'schen — oder Peters'schen Tinctionsmittel behandelt. Die beiden genannten Färbemittel zeigen in sehr hübscher Weise, wie allmählich die Cuticularisirung eintritt. So sehen wir z. B. bei dem Gebrauch des zuerst genannten Gram'schen Tinctionsmittels, dass die ganzen Sporen in den jüngsten Stadien gleichmässig, und zwar intensiv roth, gefärbt werden; bei etwas älteren wird die Exine braun-violett, wohingegen die Intine noch die rothe Färbung beibehält; bei noch weiter vorgeschrittenen Sporen wird Exine und der äussere Rand der Intine braun-violett; die innere Intine von wellenartiger Zeichnung färbt sich schwächer, behält aber die Rothfärbung bei. Mit weiter zunehmendem Alter der Spore wird das Gentianaviolett immer lebhafter von Exine und der äusseren Intine aufgenommen, die Braunfärbung geht nach und nach in Violettfärbung über. Beständig anders als diese beiden verhält sich jedoch die innere Intine, auf sie wirkt stets nur das Eosin ein, sie wird selbst noch bei den Sporen, die lange Zeit ausgesäet waren, roth gefärbt.

Resultate von annähernd gleich gutem Erfolge erhält man mit der Biondi'schen<sup>2)</sup> und Peters'schen Lösung, der ersteren ist jedoch Eosin hinzuzufügen.

In ihrem Verhalten gegen Anilinfarbstoffe zeigen die Exine und Intine der Selaginellen-Makrosporen grosse Aehnlichkeit mit den Membranen der Pollenkörner höherer Pflanzen. H. Fischer sagt in seinen „Beiträgen zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner“<sup>3)</sup>

1) T. Peters, Untersuchungen über den Zellkern in den Samen S. 27.

2) Gesättigte wässerige Orangelösung 100 ccm, gesättigte Säurefuchsinlösung 20 ccm, Methylgrün 50 ccm.

3) Vergl. H. Fischer S. 3 u. 9.

über deren Exine, dass sie im Allgemeinen das Verhalten der Cuticula zeigt. In ihren Reactionen soll sie jedoch insofern viel Aehnlichkeit mit den Proteïnsubstanzen zeigen, als sie sich mit Jodlösung intensiv braun färbt und gewisse Anilinfarben aus alkoholischer Lösung vorzüglich aufnimmt. Dessgleichen sagt derselbe Beobachter, dass sich die Membranen der Pollenkörner durchaus ablehnend gegen die üblichen Kernfärbemittel, wie Methylgrün-Essigsäure, Alaun-Karmin und Haematoxylin verhalten. Daraufhin untersuchte ich die Sporenhülle der p. p. Selaginella-Arten auf ihr Verhalten den genannten Reagentien gegenüber. Hierbei fand ich, dass Fuchsin, Safranin, Methylenblau, Jodgrün, Malachitgrün, Gentianaviolett und Vesuvin sowohl lebhaft von der Exine als auch von der äusseren Intine verschluckt werden. Merkwürdiger Weise machte von den Anilinfarben das Anilinblau eine entschiedene Ausnahme. Dieses Tinctionsmittel wurde von Fischer nicht angewandt. Das Anilinblau färbte die Sporenhülle nur in den jüngsten Altersstufen der Spore, nur in den Stadien, wo ich dieselbe als Plasmaring bezeichnete. Bei älteren Entwicklungsstufen tritt nicht die geringste Färbung ein. Färbt man daher ältere Sporen mit Anilinblau und hinterher mit irgend einer der anderen genannten Anilinfarben, so zeigt die Sporenmembran stets andere Färbung als der Sporenhalt. Tingirt man z. B. eine Spore mit Anilinblau und Fuchsin — die beiden Farbstoffe können auch gemischt verwendet werden —, so wird die Exine und die äussere Intine tiefroth, die innere schwachroth, das Plasma in der letzteren aber dunkelblau gefärbt. Jod wird sowohl lebhaft vom Plasma als auch von der Sporenhülle aufgesogen; von diesem Verhalten weicht indessen die innere Intine dadurch ab, dass sie nicht ganz so zugänglich für dasselbe ist. Fischer theilt in seinen ferneren Versuchen über die Beschaffenheit der Pollenkörner mit, dass ihre Exine selbst beim Sieden in Kalilauge unlöslich sei. Auch führt er an, dass die Membran der Pepsinverdauung widersteht; in Eau de Javelle, Chromsäure oder Chromschwefelsäure, jedoch besonders bei Erwärmen der letzteren völlig zerstört wird. Ich fand, dass die Exine und Intine der Makrospore von Selaginella ebenfalls weder von Kalilauge noch von Pepsin vernichtet, von letzterem nicht einmal angegriffen wird, wohingegen meine Resultate, die ich mit den beiden letztgenannten Reagentien erhielt, wesentlich von den Fischer'schen abweichen. Concentrirte Chromsäure und Chromschwefelsäure vermögen selbst unter Erwärmen und bei längerem Liegen der Objecte in diesen die Exine und die äussere Intine nicht völlig zu zerstören.



Jedoch werden beide angegriffen, sie nehmen ein ausgeprägt poröses, schwammartiges Aussehen an. Die innere Intine wird jedoch in kürzester Zeit zerstört. Dass die jungen Sporen sofort gänzlich von diesen beiden Mitteln vernichtet werden, wurde schon früher<sup>1)</sup> von mir bemerkt. Ueber die Wirkung von Eau de Javelle erhielt ich keinen endgiltigen Aufschluss. Ob dasselbe die Sporenhülle nur angreift oder schliesslich gänzlich auflöst, habe ich nicht entscheiden können. Wenn ich die Sporenmembran zumal unter Erwärmen mit Eau de Javelle behandelte, so wurde sie dem Auge schnell unsichtbar; wenn ich aber selbst nach langer Einwirkung Mikrotompräparaten Eosin oder Fuchsin zusetzte, so wurde immer wieder Exine und Intine sichtbar.

Strasburger bemerkte, dass Zellhäute, die mit Millon'schem Reagens behandelt wurden, Plasmareaction aufweisen.<sup>2)</sup> Da nun die Grössenzunahme der Exine bei den Makrosporen von *Selaginella* unter so eigenartigen Verhältnissen stattfindet und dieselbe eher auf ein Wachsthum als auf eine passive Dehnung der äusseren Sporenhülle hindeutet, so unterliess ich es nicht, mit ebengenanntem Reagens Versuche auf Eiweissgehalt zu machen. Indessen hatte ich bei den älteren Stadien ebenso wenig Erfolg wie früher bei den jüngeren. Ebenso resultatlos blieb der Gebrauch einer Zuckerlösung mit nachfolgender Schwefelsäure. Trotz dieser Misserfolge, die sich vielleicht durch die Vorbehandlung des Materials erklären liessen, möchte ich die Grössenzunahme der Exine nicht einem Dehnungsprocesse, sondern einer Lebensäusserung der Membran selbst zuschreiben. Meine Vermuthung möchte ich in der Weise begründen, dass ich zunächst die Trennung der Exine von der Intine durch Contraction der letzteren völlig ausschliessen kann. Wäre dieselbe thatsächlich durch eine Contraction verursacht worden, so müsste mindestens in dem Stadium, wo das Auseinanderweichen der beiden Membranen erfolgt ist, ein Moment eintreten, in welchem der Umfang der Intine kleiner wird als zuvor. Ein solcher Fall tritt aber niemals ein, die Intine vergrössert sich im Gegentheil ständig, nur nicht in so schneller Weise wie die Exine.

Nicht minder spricht gegen eine Contraction das Plasmnetz, das immer innerhalb des von der Intine umschlossenen Raumes gut erhalten war. Der Raum zwischen Exine und Intine ist bei normalen Sporen niemals leer, sondern beständig mit einer desorganisirten Masse

1) Seite 18 unten.

2) Strasburger, Zellhäute, 1889, pag. 37 ff.

ausgefüllt. Diese Substanz legt sich erst beim Aelterwerden der Spore, also lange nach erfolgter Trennung der beiden Membranen, an die Intine an. Alle angeführten Thatsachen sprechen entschieden gegen eine Contraction. Ein zweiter Fall, durch den die Grössenzunahme der äusseren Sporenmembran veranlasst werden könnte, wäre in der Möglichkeit zu suchen, dass dieselbe passiv ausgedehnt würde, doch scheint mir auch diese Annahme durch Thatsachen keine Unterstützung zu finden. Wenn die Vergrösserung der Exine auf solche Art vor sich ginge, so müsste dieselbe unbedingt in ihrem Dickenverhältniss verringert werden. Die Exine behält indessen nicht nur ihre Breite bei, sondern nimmt sogar in derselben constant zu. Nachdem also die Annahme einer Vergrösserung der Exine durch Dehnung nicht mehr haltbar erscheint, bleibt mir nur noch übrig, an ein Wachsthum der Membran zu denken. Wenn man auch für die jugendliche Exine und Intine nicht die Möglichkeit einer Art des Wachstums, wie sie durch die Appositions- bzw. Intussusceptions-theorie erklärt wird, in Abrede stellen kann, so gibt doch weder die eine noch die andere Theorie — für sich oder in Wechselwirkung gedacht — eine einwandfreie Erklärung der Wachsthumsvorgänge bei der älteren Exine. Die äussere Sporenmembran zeigt nämlich auch noch in dem Stadium ein bedeutendes Wachsthum, wo der schon cuticularisirten Exine weder nach Innen noch nach Aussen eine Plasmaschicht anliegt. Abgesehen vom Scheitel der Spore, wo ja stets Exine und Intine in Contact bleiben und die letztere also gleichsam eine Brücke zwischen dem eingeschlossenen Plasma und der äusseren Sporenhülle herstellt, ist die Exine von jeder Plasma-verbindung abgeschnitten. Ob dieser geringe Zusammenhang, der zwischen dem Plasma und den beiden Sporenmembranen besteht, allein das Wachsthum der Exine in diesem Stadium ermöglicht, scheint mir fraglich. Exine und Intine sind fast in ihrem ganzen Umfange getrennt, von einer Verbindung mit dem Plasma des innersten Sporen-raumes kann kaum die Rede sein; ebenso sind die radial verlaufenden Plasmastreifen<sup>1)</sup>, die sich in jüngeren Stadien zwischen der Exine und der Special-Mutterzellmembran ausspannten, in dieser Entwicklungsstufe gänzlich verschwunden. Trotzdem zeigt die annähernd isolirte äussere Sporenmembran ein energisches Wachsthum, und zwar vorzugsweise an ihrer Basis, also in dem Theil der Exine, welcher am weitesten von jener Stelle entfernt ist, wo Plasma, Intine und Exine dicht neben einander liegen.

1) Fig. 4 u. 5 c.



Wie ich schon zuvor <sup>1)</sup> erwähnte, ist die Exine in reiferen Stadien cuticularisirt und von schwammartiger, poröser Beschaffenheit!

Diese Thatsachen, in Verbindung gebracht mit dem ebenfalls schon angeführten Verhalten der verschwindenden, strahlenartigen Plasmastreifen, die zwischen Exine und Special-Mutterzellmembran <sup>2)</sup> in den noch jungen Altersstufen der Spore bestanden, sind es vorzugsweise, welche mich der Ansicht Wiesner's <sup>3)</sup> folgen lassen, dass in diesem Fall die Zunahme der Membran in einer selbständigen Lebensäusserung derselben zu suchen ist!

Zugleich verweise ich auch auf die Untersuchungen Strasburger's. <sup>4)</sup> Der genannte Forscher hat sich neuerdings in einigen Fällen für die Einwanderung des Hyaloplasmas in die Membran ausgesprochen.

Die Intine zeigt ursprünglich ein ähnliches Verhalten wie die Exine; auch sie wird zwar langsamer, aber doch beständig breiter. Zu der Zeit, wo sich das Plasma wandständig an dieselbe anlegt und die Exine am weitesten von der Intine entfernt ist, ist der Durchmesser der Intine am grössten und fast um die Hälfte grösser als der Durchmesser der Exine. Bis zu dieser Entwicklungsstufe kann man wohl mit Recht auch bei der Intine von einem eigentlichen Wachsthum reden. Hiernach findet aber eine entschiedene Dehnung derselben statt. Das zunehmende Volumen des Inhaltes in der Intine drückt dieselbe allmählich an die Exine. Bei der Streckung, welche dieselbe hierbei erfährt, wird sie immer dünner. Wenn sie der Exine völlig anliegt, gleicht sie nur noch einem schmalen Häutchen, das aber bei Anwendung von Tinctionen und Reagentien noch immer seine Zusammensetzung aus zwei verschiedenen Schichten erkennen lässt.

Kehre ich nun zu der Entwicklungsstufe, wo in der Spore, abgesehen vom Scheitel derselben, eine völlige Trennung zwischen Exine und Intine eingetreten, gewissermassen also eine kleinere Kugel in einer grösseren aufgehängt ist, zurück, so muss ich einer Beobachtung von Mettenius gedenken. In seinen „Beiträge zur Botanik“ <sup>5)</sup> bei

1) Vergl. pag. 21 u. 22.

2) Vergl. pag. 20 u. 21.

3) Wiesner, Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzungsbericht der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien, 1886, XCIII 1. Abth. S. 17—80.

4) Strasburger, Histologische Beiträge, Jena 1889, Heft II S. 41, 45, 133, 171—174.

5) Vergl. Beiträge zur Botanik. Heft I. Zur Fortpflanzung der Gefässkryptogamen pag. 7 u. 8.

Besprechung der Fortpflanzung der Gefässkryptogamen heisst es über die Makrosporen von *Selaginella* wörtlich: „In den Sporen, die noch in der Entwicklung begriffen, liegt eine dunkle Kugel, welche die äussere Haut an der Stelle der drei Leisten berührt und mit dem grössten Theil ihres Umfanges frei in die Sporenhülle vorragt, wie man an halbirten Sporen leicht erkennen kann.“

Hiernach scheint es mir unzweifelhaft, dass diese dunkle Kugel, von der Mettenius spricht, mit dem von mir beschriebenen, durch die Intine eingeschlossenen Plasma identisch ist. Mettenius spricht von einer aufgehängten Kugel, und ich betone daher hier nochmals, dass sich Exine und Intine am Scheitel nie vollständig trennen. Der angeführte Forscher charakterisirt die Kugelhülle folgendermassen: „Sie wird von einer zarten, amorphen, granulirten Schicht von bräunlicher Farbe, nämlich der inneren Schicht der äusseren Haut und der Sporenzelle, zusammengesetzt. Mit der weiteren Entwicklung dehnt sie sich bedeutender aus, die innere Schicht der äusseren Haut nimmt eine hellere Farbe an, wird durchsichtiger und tritt mit ihrem ganzen Umfange mit der äusseren Schicht in Berührung, von der sie bekanntlich immer leichter als von der Sporenzelle abgestreift werden kann.“

Die angeführte Beschreibung verstehe ich so, als ob bei den jüngeren Stadien der Sporen eine äussere Sporenhülle bestände, der dann, von dieser getrennt und die besagte Kugel umgebend, eine zweite innere folgen soll. Diese innere Hülle, die Intine, besteht zunächst aus einer granulirten Schicht und der Sporenzellularmembran. Erstere soll mit zunehmendem Alter ihr Aussehen verändern und durchsichtig werden. Die Beobachtung von Mettenius würde also insofern mit der meinigen übereinstimmen, als die Intine aus zwei Schichten zusammengesetzt wird und diese anfänglich getrennt von der Exine auftreten. Annähernd decken sich auch die Angaben von Mettenius über die Beschaffenheit der Sporenhülle mit den meinigen. Die äussere Schicht der inneren Spore soll von granulirter Beschaffenheit sein und dieser dann die Sporenzellularmembran folgen. Auch ich sagte schon, dass diese äussere Schicht der Exine gleicht und also granulirt ist. Von dem Aussehen der Membran der Sporenzelle berichtet Mettenius leider nichts. Ich schilderte sie — also die innere Intine — als ein breites Band mit welliger Streifung auf dem Querschnitt. Von der Weiterentwicklung der inneren granulirten Sporenhülle sagt Mettenius, dass dieselbe hell und durchsichtig wird und sich dann der Exine anschliesst. Ich beobachtete, dass die besprochene



Schicht in diesem Zustande lange erhalten bleibt, dann wird sie aber, während sie an Dicke abzunehmen beginnt, ebenfalls hell und durchsichtig. In den reifen Sporen unterscheidet sie sich in ihrem Aeusseren ohne angewandte Tinctionsmittel oder Reagentien kaum von der inneren Intine, bei Anwendung derselben jedoch noch immer auffallend. So tritt z. B. bei einer Prüfung auf Cellulose, sei es mit Chlorzinkjod oder mit Jod und nachfolgender Schwefelsäure, die Reaction mit aller Schärfe bei der inneren Intine ein, nicht bei der äusseren! Die Peters'sche Lösung färbt die äussere Intine grün, die innere hingegen roth; bei Gebrauch des Gram'schen Färbemittels wird die erstere blau, die letztere aber roth. Diese Versuche gelingen mit grösster Genauigkeit auch noch bei solchen Sporen, die lange ausgesäet waren. Sowohl Mettenius wie auch Hofmeister und Pfeffer berichten von dem innigen Zusammenhang, der zwischen Intine und Plasma besteht. Speciell schreibt Mettenius, dass bei dem Herauspräpariren des Endospors die Intine stets leichter von der Exine als vom Plasma zu trennen ist. Mir ist dieses zähe Zusammenhängen der letzteren beiden und das lockere Nebeneinanderliegen der äusseren und inneren Membran bei den entwickelten Sporen um so erklärlicher, da Exine und Intine schon in sehr jungen Stadien fast vollständig in ihrer ganzen Peripherie getrennt von einander auftreten, während Plasma und Intine in allen Altersstufen eng an einander schliessen. Die eigenartige Ansicht von Mettenius, der annimmt, dass sich ein Zellcomplex zwischen Exine und Intine bildet, habe ich mich vergeblich aufzuklären bemüht. Ob diese Zellen, die das primäre Prothallium bilden sollen, vielleicht in irgend einer Weise mit der desorganisirten halbmondförmigen Substanz in irgend welche Beziehung gebracht werden können, muss ich dahingestellt sein lassen. Häufig erinnert allerdings das Aussehen derselben, besonders bei älteren Sporen, an engmaschige Zellen. Bemerkenswerth ist es mir indessen, dass schon Mettenius von zwei Intineschichten spricht.

Fritzsche, Mohl, Meyen und Schacht bemerkten die Existenz einer doppelten Intine. Die angeführten Beobachter fanden dieselbe bei den Pollenkörnern und hier zwar vorzugsweise bei den Coniferen vor. H. Fischer<sup>1)</sup> bestreitet die Richtigkeit dieser Ansicht, er glaubt vielmehr, dass die Resultate dieser Beobachtungen durch Täuschung veranlasst worden sind. Den Irrthum erklärt er

---

1) H. Fischer, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner S. 15 unten.

dadurch veranlasst, dass er den einen Theil der Intine für quellbarer als den anderen hält. In anderen Fällen sucht er die innere Intine auf eine Verwechselung mit der hyalinen Hautschicht des Plasmakörpers zurückzuführen. Bei den Makrosporen von *Selaginella* kann ich die Möglichkeit einer solchen Täuschung leicht zurückweisen. Ich brauche nur an die Strukturverhältnisse der doppelten Intine und an die Fähigkeit der beiden Schichten zu erinnern, dass die äussere andere Farbstoffe aufsaugt als die innere. Den besten Beweis dafür, dass eine Verwechselung der inneren Intineschicht mit einer hyalinen Plasmaschicht des Sporeninhaltes bei meinen Beobachtungen nicht vorliegt, erblicke ich darin, dass, wie schon angeführt, die innere Schicht Cellulosereaction, die äussere hingegen keine ergibt. Ueber Fritzsche, der verschiedenen Oönothereen vier Häute zuschreibt, sei hierbei endlich noch erwähnt, dass H. Fischer der Meinung ist, Fritzsche sei dadurch zu dieser Ansicht gelangt, weil sich die Exine in zwei Theile gespalten habe und Fritzsche schliesslich den dadurch entstandenen Spalt für eine vierte Membran angesehen habe. Ich untersuchte die Oönothereen hieraufhin freilich nicht, für die Selaginellen möchte ich von vornherein einem derartigen Einwurf entgegentreten und noch einmal kurz darauf zurückweisen, dass erstens der grosse Spalt, der bei den Makrosporen von *Selaginella* zwischen Exine und Intine liegt, wohl kaum mit einer Membran zu verwechseln sein dürfte,<sup>1)</sup> und dass zweitens die äussere Intineschicht erst in späteren Stadien der Exine ähnlich wird. Eine gewaltsame Spaltung der Exine ist somit ausgeschlossen.

Ehe ich zum Schluss meiner Arbeit die hauptsächlichen Ergebnisse noch einmal zusammenstelle, seien noch in wenigen Zeilen die reifen Sporen und ihr Verhalten nach der Aussaat in Erwähnung gebracht. Ich berichtete bisher noch nicht von den Versuchen, die ich an der Sporenhülle mit Osmiumsäure unternahm. Die Resultate, die ich bei Benutzung derselben erhielt, sind folgende. Bei den jüngsten Sporen wirkte die Säure überhaupt nicht ein. Vor der Reife derselben, während Exine und Intine noch getrennt sind, wird die erstere und die äussere Schicht der Intine tief schwarz gefärbt, die innere Intine nimmt hingegen nur eine graue Färbung an. Dieselben Ergebnisse erlangte ich bei Sporen, die längere Zeit ausgesät waren. Bei der Exine besteht eine mittlere Zone, die sich intensiver färbt. Eine Vorherbehandlung mit Eau de Javelle, wie Zimmermann sie

---

1) Vergl. d. Fig. 4, 5, 6, 7 u. 10 z.



anführt, ist nicht erforderlich; es ist also offenbar keine Gerbsäure in der Sporenhülle enthalten. Eine alkoholische Cyaninlösung lässt auch noch nach gründlichem Auswaschen mit absolutem Alkohol die Exine und äussere Intine tiefblau erscheinen. Beide Versuche sprechen deutlich für die Gegenwart von Cutin oder Suberin in der Sporenhülle; um so merkwürdiger ist es, dass man mit einer Alkannalösung oder einem Auszug von Chlorophyll, deren Wirksamkeit natürlich durch Controlversuche festgestellt worden war, selbst bei längerer Einwirkung nicht die geringste Roth- oder Grünfärbung erzielen kann. Möglicherweise ist auch hier in der Vorbehandlung des verwertheten Materials die Ursache zu suchen, dass eine Färbung durch diese beiden Mittel nicht erreicht werden konnte.

In den meisten Makrosporangien scheinen sich von den vier Sporen nur zwei normal zu entwickeln; doch fand ich auch eine, selten aber drei völlig ausgebildet. Bis zu dem Stadium, wo die Trennung zwischen Exine und Intine beginnt, scheinen sich alle vier Sporen gleichmässig zu entwickeln. Wenn man durch ein reifes Sporangium einen Schnitt führt, so findet man die Sporen, die zu Grunde gehen, noch in dem Entwicklungszustand an, in welchem sich die Exine von der Intine getrennt hat. Während der von der Intine umschlossene Raum in normalen Sporen mit Plasma und Proteïnsubstanzen ausgefüllt ist, erscheint er in den anderen völlig leer<sup>1)</sup>. Sehr oft hängt bei diesen die Exine mit der Intine noch durch Verbindungsbalken zusammen. Die halbmondförmige, desorganisirte Masse habe ich bei den unentwickelten Sporen stets vorgefunden. Ebenso sieht man noch häufig Fetzen der Special-Mutterzellmembran an den Dornen der Exine haften. Nach der Aussaat habe ich bei den Sporen niemals eine Dickenzunahme der Exine bemerkt, dieselbe wird vielmehr durch die Volumenzunahme des Endospors gedehnt und dadurch wohl grösser, aber zugleich auch dünner.

### Hauptsächliche Ergebnisse.

Die Makrospore wird endogen im Protoplasma der Specialmutterzelle gebildet.

Das Plasma innerhalb der Spore ist anfangs lückenlos.

Sobald es netzartig geworden ist, zeigt der grosse Sporenkern eine Vacuole und zwei Nucleolen, deren jeder wiederum ein Körperchen in sich führt.

Das Plasmanetz verschwindet im späteren Wachsthum. Das ganze Plasma wird wandständig und ist am Scheitel der Spore, wo nun

1) Vergl. Fig. 10.

mehrere Kerne auftreten und die ersten freien Zellen entstehen, dicker.

Gleichzeitig mit dem Auftreten von Proteinkörnern findet die erste Zellwandbildung am Scheitel der Spore statt. Dieselbe schreitet von hier aus allmählich bis zur Basis der Spore vor, sehr häufig ist die ganze Spore schon vor ihrer völligen Reife mit Zellwänden ausgefüllt.

Die Anlage eines einzelnen Archegoniums wurde schon vor der Aussaat gefunden.

Bei den ausgesäeten Sporen findet nur noch durch tangential- und radial auftretende Wände eine Zellvermehrung statt. Die Archegonien werden jetzt in Mehrzahl angelegt. Ein Diaphragma habe ich bei meinen Beobachtungen niemals bemerkt.

Die Entwicklung des weiblichen Prothalliums von *Sellaginella* schliesst sich somit aufs engste derjenigen von *Isoëtes* einerseits, der der Coniferen andererseits an und entbehrt jedes Momentes, welches sie als eine abweichende Bildung erscheinen lassen könnte.

Die Bezeichnung „primäres“ und „secundäres“ Prothallium für verschiedene Zonen des *Selaginella*-Prothalliums sind als ungerechtfertigt zu verwerfen und ebenso sind die weiteren Hypothesen über die Entstehung der von Pfeffer beschriebenen Entwicklungsstadien (conf. Goebel, Grundzüge d. Systematik u. spec. Pflanzen-Morphologie pag. 318 Anm.) unhaltbar.

Exine und Intine gehen aus einer einzigen plasmaähnlichen Kugelschale der Spore hervor. Nach Trennung derselben wird die Intine zweischichtig.

Die doppelte Intine hat verschiedenartige Beschaffenheit. Gegen Tinctionsmittel und Reagentien verhalten sich die beiden Schichten verschieden.

Während des Heranreifens der Spore legt sich die Intine wieder an die Exine an.

Die cuticularisirte Exine zeigt noch längere Zeit ein kräftiges Wachsthum.

Nach der Aussaat nimmt dieselbe nicht mehr an Dicke zu.

---

Vorstehende Arbeit wurde in der Zeit von Ende August 1891 bis Anfang März 1893 im botanischen Institute zu Rostock ausgeführt. Am Schlusse derselben sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Falkenberg, der zum Gelingen der



Arbeit mir so oft seinen Beistand geliehen und durch Rath und That dieselbe förderte, meinen verbindlichsten und ehrerbietigsten Dank auszusprechen. Auch bin ich Herrn Professor Dr. Oltmanns für seine stets bereitwillige Hilfe zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

### Erklärung der Figuren.

Fig. I. Längsschnitt durch ein Makrosporangium von *Selaginella brasiliensis*. Die hinten liegende vierte Spore ist von dem Schnitt nicht getroffen: t Tapetenzellen, s zu Grunde gehende Mutterzellen, k Kern, m Makrospore. Vergrößerung 1:200.

Fig. II. Längsschnitt durch eine Makrosporen-Mutterzelle von *Selaginella Martensii*. In diesem Stadium ist nur eine einzige Sporenhülle vorhanden. Exine und Intine sind noch nicht von einander zu unterscheiden: n Makrosporenhülle, a Mutterzellmembran, b Special-Mutterzellmembran. Vergrößerung 1:1200.

Fig. III. Längsschnitt durch eine junge Makrospore.<sup>1)</sup> Exine und Intine haben sich differenzirt, die letztere besteht hier indessen noch aus einer gleichmässigen Schicht: A. p Plasmanetz mit Kern, e Exine, i Intine. B. p Plasmanetz, k Kern, r Nucleolus mit Körperchen, v Vacuole. Vergrößerung 1:535.

Fig. IV. Längsschnitt durch eine Makrospore von *Selaginella lepidophylla*. Exine und Intine trennen sich bei z. Die Intine ist noch nicht in zwei verschiedene Schichten differenzirt. Die Exine steht durch Radialstränge mit der Special-Mutterzellmembran in Verbindung. Zwischen diesen sind Lücken vorhanden, die dadurch entstanden sind, dass sich andere Stränge zurückgezogen haben: b Special-Mutterzellmembran, e Exine, i Intine, k Kern, p Plasma, c Verbindungstreifen, c<sub>1</sub> ein solcher zerrissen, c<sub>2</sub> Lücke. Vergrößerung 1:700.

Fig. V. Längsschnitt einer Spore von *Selaginella lepidophylla*, mit Anilinblau und Fuchsin gefärbt. Die äussere und die innere Sporenhülle klaffen weit auseinander. Die Intine hat sich in zwei verschiedene Theile gesondert und hängt durch Verbindungsbalken mit der Exine in Zusammenhang: z Spalt zwischen Exine und Intine, w Verbindungsbalken. Der äusseren Intine liegt eine desorganisirte, halbmondförmige Masse (l) an. i innere Intine, i<sub>1</sub> äussere Intine.

Fig. VI. Längsschnitt durch eine Makrospore von *Selaginella Martensii*. Exine und Intine sind weit getrennt. Die halbmondförmige Substanz ist im Begriff, sich von der Exine abzuheben. Die Intine besteht aus zwei Schichten: i innere Intine, i<sub>1</sub> äussere Intine, l desorganisirte Substanz, k Kern mit Vacuole und Nucleolus, p Plasma, w Verbindungsbalken, z Spalt zwischen Exine und Intine. Vergrößerung 1:333.

Fig. VII. Längsschnitt durch eine Makrospore von *Selaginella Martensii*. Exine und Intine weit getrennt. Die letztere ist von wellenartiger Zeichnung und noch einschichtig: i Intine, p Plasma, l halbmondförmige Substanz, z Spalt zwischen Exine und Intine, k Kern mit zwei Nucleolen (p) und einer Vacuole (v). Vergrößerung 1:390.

Fig. VIII. Das Plasma ist wandständig geworden und umschliesst eine grosse Vacuole. Die Intine hat ihre Breite verloren und legt sich wieder der Exine an,

1) von *Selaginella brasiliensis*.

die beiden Schichten derselben sind kaum von einander zu unterscheiden. Das Plasma zeigt am Scheitel der Spore eine grössere Mächtigkeit, hier hat bereits freie Zellbildung stattgefunden. Wie die Figur zeigt, ist rechts unten in der Spore die Intine durch das Messer in die Vacuole hineingedrückt worden und hat sich umgelegt: e Exine, i innere Intine,  $i_1$  äussere Intine, v Vacuole, k Kern. *Selaginella Martensii*. Vergrösserung 1 : 390.

Fig. IX. Längsschnitt durch eine Makrospore vor der Reife. Die Proteinkörner wurden durch Pepsinverdauung entfernt und man sieht daher das Plasmanetz: u die Zone, in welcher die grossen, bisquitförmigen Kerne (k) liegen. Unterhalb derselben sind keine Kerne vorhanden. Die Intine (i) ist nur noch ein dünnes Häutchen und liegt der Exine an. y Stellen, wo vor der Pepsinbehandlung die regellos zerstreuten Proteinkörner gelegen haben. *Selaginella Martensii*. Vergrösserung 1 : 333.

Fig. X. Längsschnitte durch Makrosporen von *Selaginella lepidophylla*, die in der Entwicklung zurückgeblieben sind. Sie waren mit reifen, normalen Sporen in demselben Sporangium eingeschlossen: e Exine, i innere Intine,  $i_1$  äussere Intine, l desorganisierte, halbmondförmige Substanz, w Verbindungsbalken, b Fetzen der Special-Mutterzellmembran. Vergrösserung A 1 : 390. B u. C 1 : 200.



## Die Kosten einer Reise nach Buitenzorg.

Vor einigen Jahren sind von mir die Kosten einer Reise hin und zurück nach Buitenzorg und eines viermonatlichen Aufenthaltes daselbst angegeben worden.

In beiderlei Hinsicht sind kürzlich Preisermässigungen eingetreten, die mich veranlassen, jetzt Folgendes mitzutheilen, in der Meinung, dass diese Auskunft den künftigen Besuchern des Buitenzorger Instituts nützlich sein kann.

In erster Linie kommt die von der Amsterdamer Mailschiffgesellschaft „Nederland“ eingeführte Ermässigung in Betracht. Diese Gesellschaft gibt nämlich überdiess noch 20 Procent Reduction auf ihre I. Classe-Fahr-Preise für nach Java reisende Naturforscher.

Das Billet für die Reise von Genua nach Batavia und zurück beträgt für einen Naturforscher in der I. Classe 904 Fl. holl., wobei man innerhalb 6 Monaten nach der Ausschiffung in Batavia die Rückreise anzutreten hat. Bei Verlängerung dieses Termins um drei oder sechs Monate erhöhen sich die Preise des Retourbillets auf 960 resp. 984 Fl. holl.

Zweitens sind auch die Kosten des Aufenthaltes in Buitenzorg billiger geworden. Der jetzige Eigenthümer des ganz neu eingerichteten Hôtels „du Chemin de Fer“ nimmt Gäste „en Pension“ für Fl. 90.— pro Monat auf, wofür man ein sauberes, gutes Zimmer und drei Mahlzeiten pro Tag bekommt.

Für alle anderen Ausgaben während des dortigen Aufenthaltes, also namentlich für kleinere Excursionen in West-Java (z. B. Tjibodos, Bandong, Garut) genügen etwa Fl. 100.— pro Monat.

Wenn also ein Naturforscher eine Urlaubszeit von einem Semester auf eine Reise nach Buitenzorg verwenden will, so wären die Gesamtkosten folgendermassen zu berechnen:

Reise von Genua-Batavia und zurück	Fl. 904.—
Aufenthalt Buitenzorg, Fl. 190 pro Monat	„ 760.—
Reise vom Wohnort nach Genua und zurück nebst kleinen Ausrüstungskosten zusammen	„ 400.—
	Fl. 2064.—

oder R.-Mark 3440.—

Diese Gesamtsumme ist vielleicht, wenn nöthig, noch bis auf Mk. 3200.— zurückzubringen; das wäre jedoch augenblicklich wohl als das Minimum zu betrachten.

Buitenzorg, 3. April 1894.

Treub.

## Litteratur.

**Dr. A. Schulz.** Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgange der Tertiärzeit. Jena, Verlag von Gustav Fischer 1894.

Die Schrift zerfällt in drei Abschnitte, deren erster sich mit dem im Titel angegebenen Thema befasst, der zweite behandelt die Ausbreitung der „Thermophyten“ in Mitteleuropa, der dritte die Eintheilung dieses Gebiets in Florenbezirke.

Die Probleme, um die es sich handelt, sind interessante und eine kurze kritische Darstellung wäre gewiss vielen erwünscht. Zu einer derartigen Darstellung gehört aber nicht nur Sachkenntniss und reiches Material, die beide der Verf. gewiss besitzt, sondern auch eine geniessbare Darstellungsform, die er nicht besitzt. Sein Styl ist ein geradezu abschreckendes Muster von Schwerfälligkeit und Ineinanderschachtelung von Sätzen, wie folgendes Beispiel zeigen mag. Auf S. 8 sagt der Verf.: „Während sich im Laufe der späteren Eiszeiten die soeben geschilderten Vorgänge ziemlich langsam abspielten und erst dann, wenn die Klimaverschlechterung fast ihren Höhepunkt erreicht hatte, die psychrophilen Elemente in den niederen Gegenden zur Herrschaft gelangten, verliefen in der ersten Eiszeit die einzelnen Phasen der floristischen Umgestaltung Ost-, Mittel-, und Westeuropas sehr schnell, da in diesen Gebieten, infolge der langsamen Wärmeabnahme während der Tertiärperiode, in der Präglacialzeit eine sehr grosse Anzahl von Pflanzen lebten, welche mit der vorhandenen Wärme zur Noth auskamen, ein Weniger aber durchaus nicht zu ertragen vermochten, dagegen wohl nur wenige mit einer weiten klimatischen Anpassungsfähigkeit; während bei Beginn der folgenden Eiszeiten die Zahl der Thermopsychrophyten — nicht nur der Arten, sondern auch der Individuen —, vorzüglich der Bestände bildenden, sowohl im Verhältniss zu den empfindlicheren Thermophyten — mit jeder folgenden Eiszeit verminderte sich die Anzahl der letzteren — als auch absolut eine viel bedeutendere war, da die Thermopsychrophyten bis zur Rückkehr der empfindlicheren Gewächse, welche infolge der ungünstigen Zugänge von den Gegenden, in denen sie die Eiszeiten überdauert hatten, nach West-, Ost- und vorzüglich nach Mitteleuropa, sowie infolge der zahlreichen Wanderungshindernisse in diesen Gebieten selbst sehr verzögert wurde, Zeit hatten, sich den veränderten klimatischen Verhältnissen anzupassen, so dass sie selbst dann, wenn das Klima der Interglacialzeiten bzw. der Postglacialzeit den günstigsten Stand erreicht hatte — d. h. wenn es sich demjenigen der Präglacialzeit wieder am meisten genähert hatte —, nur an den für sie ungünstigsten Stellen vor den vordringenden Thermophyten zurückwichen, welche ihre Gebiete nur in Form von Zungen und Keilen in und zwischen die ausgedehnten Gebiete der Thermopsychophyten einzuschieben vermochten.“ Wer einmal eine der berühmtesten Stromschnellen Guyanas hinuntergefahren ist, in denen man jeden Augenblick das Boot an einem der Felsen zerschellt zu sehen erwartet, der weiss wenigstens ein Analogon für das Gefühl, das den Leser solcher Schulz'scher Sätze beschleicht. Die meisten aber werden im Kampfe mit diesen stylistischen Ungeheuern bald ermatten. Die letzteren sind gar zu stark und haben



mit der lernäischen Hydra eine unheimliche Ähnlichkeit. Und so darf wohl im Interesse der Sache an den Verfasser die Bitte gestellt werden, er möge das ausführlichere Werk, welches er in Aussicht stellt, vorher erst in ein lesbares Deutsch überragen lassen.

K. Goebel.

**Christian Konrad Sprengel.** Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. (Ostwald's Klassiker der exacten Wissenschaften Nr. 48—51, herausgegeben von Paul Knuth.)

Den Schriften von Saussure und Kölreuter folgt in der verdienstlichen Klassikerbibliothek in der Botanik Sprengels vor 100 Jahren zum erstenmal erschienenenes Buch. Die Originalausgabe war schwer erhältlich, nachdem das Werk endlich zu später aber nachhaltiger Berühmtheit gelangt war. Es verdient gelesen zu werden nicht nur wegen des historischen Interesses, sondern auch desshalb, weil es noch keineswegs veraltet ist. Erwünscht sind die Anmerkungen, in denen der Herausgeber Berichtigungen und andere kurze Hinweise gibt. Das vierte Bändchen bringt die Tafeln, so dass also eine vollständige Wiedergabe des Sprengel'schen Werkes vorliegt.

K. Goebel.

**A. Dodel.** Biologischer Atlas der Botanik, Serie Iris. (Preis 40 Mark.) Zürich, Verlag von Cäsar Schmidt, 1894.

Demonstrationsmittel für den botanischen Unterricht besitzen wir bekanntlich keineswegs in reichem Maasse, und wer je ein botanisches Institut einzurichten hatte, weiss, mit welcher Mühe die Beschaffung der nöthigen Wandtafeln verbunden ist. Es ist desshalb das Erscheinen käuflicher Tafelwerke mit Dank zu begrüßen. Das Dodel'sche Werk soll die wichtigsten Kapitel der Physiologie, Morphologie, Anatomie und Biologie erläutern. Die vorliegende Lieferung beschäftigt sich mit *Iris sibirica* und schildert die Bestäubung, Befruchtung, Embryobildung und Keimung auf sieben Tafeln. Die Ausführung derselben ist eine sehr schöne, ein sprechender Beweis für die Fortschritte, welche die Reproduktionstechnik gemacht hat. Das Format (84×120 cm) ist gegenüber dem früher von demselben Autor herausgegebenen „anatomisch-physiologischen Atlas“ bedeutend vergrössert, für grosse Hörsäle aber leider immer noch nicht gross genug, zumal bei den Tafeln, die eine grössere Anzahl von Abbildungen bringen. Dagegen eignen sich die letzteren zur Demonstration im Laboratorium, und so wünschen wir dem Unternehmen guten Erfolg und raschen Weitergang.

K. Goebel.

**Tschirch u. Oesterle.** Anatomischer Atlas der Pharmacognosie und Nahrungsmittelkunde. Leipzig, T. O. Weigel Nachfolger, 1893—94, Heft 1—3.

Die beiden für den Lehrenden sowohl als den Lernenden so ausserordentlich zweckmässigen Hilfsbücher von Berg, der „Atlas der pharmaceutisch wichtigen Pflanzen“ und der „Anatomische Atlas zur pharmaceutischen Waarenkunde“ sind schon seit langer Zeit vergriffen und nur schwer zu beschaffen; der letztere war ausserdem mehr noch als der erstere von der Wissenschaft recht beträchtlich überholt worden. So können wir es nur mit Freuden begrüßen, dass für ihn durch die Herren Verfasser ein recht befriedigender Ersatz geschaffen wurde, der durchaus auf der Höhe der Zeit steht. Nach Herrn Tschirch's eigener Angabe in der Ein-

leitung soll der Anatomische Atlas als der zweite Theil seiner so schätzenswerthen, angewandten Pflanzenanatomie betrachtet werden. Wenn wir auch nur bedauern können, dass jenes Werk nicht in dem Sinne vollendet werden soll, in welchem es begonnen wurde, so wird uns der Atlas doch diesen Mangel weniger lebhaft empfinden lassen.

Ref. kann aus eigener Erfahrung berichten, dass der Atlas ein recht brauchbares Hilfsmittel für die Vorlesung über die Anatomie der Drogen ist; die Lupenbilder wie die Zeichnungen der anatomischen Details sind exact und klar ausgeführt und bringen die wichtigsten Kennzeichen und Merkmale der Drogen zum deutlichen Ausdruck; vielleicht würde ein etwas kräftigerer Druck oder eine tiefere Schwärze auf einzelnen Tafeln die Schärfe der Bilder noch erhöhen.

Sehr rühmend hervorzuheben ist, dass die Verfälschungen des Drogenpulver mit in das Bereich der Betrachtungen gezogen worden sind. Wir finden glücklicher Weise nur solche Verfälschungen erwähnt, die in der Praxis vorgekommen sind, während diejenigen, welche am Schreibtische entdeckt worden sind, übergangen werden. In dieser Hinsicht haben sich die Herren Verfasser um weitere Kreise verdient gemacht, da auch der Nahrungsmittelchemiker aus den Zeichnungen eine reiche Belehrung wird schöpfen können, so sind z. B. die Verfälschungen des Thees und Cacaos in vollständiger Weise bei der Besprechung beider Drogen berücksichtigt worden. Besonders wird an allen Orten darauf hingewiesen, welche anatomischen Einzelheiten zur Erkennung einer Droge diagnostischen Werth besitzen. Unter den in den drei bisher erschienenen Heften behandelten Drogen heben wir neben den oben erwähnten, als den wichtigeren, folgende hervor: Flores Chamomillae vulgaris, Semina Sinapis, Folia Sennae, Cortex Chinae, Radix Ipecacuanhae, Caryophylli.

Das Werk ist auf einen Umfang von 16—20 Heften mit je 6 Tafeln berechnet. Der Preis von 1,50 Mark ist bei der guten Ausstattung ein mässiger und die Anschaffung kann mit gutem Grunde empfohlen werden. K. Schumann.

### **Dr. Alfred Koch.** Jahresbericht über die Fortschritte der Lehre von den Gährungsorganismen.

Die Litteratur über niedere Organismen und deren Lebensthätigkeit ist in den letzten Jahren so angewachsen, dass eine vollständige Kenntniss derselben nur wenigen möglich ist. Während nun die pathogenen Bakterien und Schimmelpilze in der medicinischen Litteratur eingehende Berücksichtigung finden, ist für die nicht pathogenen (die für den Botaniker meist ein grösseres Interesse haben) der Koch'sche Jahresbericht eine sehr erwünschte und nützliche Uebersicht. Es liegen von demselben jetzt drei Jahrgänge vor (1890, 1891, 1892). Die Referate sind ausführlich genug, um ein Bild der referirten Arbeit zu geben und dabei, wenn es nöthig ist, auch mit kritischen Hinweisen versehen. Dass dieser Jahresbericht auch für die Praxis des Gährungsgewerbes u. a. von Bedeutung ist, braucht kaum erwähnt zu werden.

K. Goebel.

**Prantl's Lehrbuch der Botanik.** Bearbeitet und herausgegeben von Dr. Ferdinand Pax, mit 355 Figuren in Holzschnitt, neunte vermehrte und verbesserte Auflage, Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann. (Preis Mk. 4.—, geb. Mk. 5.30.)

Dass das Prantl'sche kleine Lehrbuch einem Bedürfniss entgegenkam, zeigt schon die ungewöhnlich hohe Zahl von Auflagen, die es erlebt hat. Das schliesst



nicht aus, dass es in mancher Hinsicht verbesserungsbedürftig war. Als eine Verbesserung in der neuen Auflage muss bezeichnet werden die reichere Ausstattung mit Abbildungen, die meist den „natürlichen Pflanzenfamilien“ entnommen sind. Diese gibt der Bearbeiter als Quelle auch da an, wo diese Abbildungen in dem genannten Werk Copieen sind, während er sonst bei andern Werken entnommene Abbildungen die Autoren nennt. Wenig gelungen ist die Abbildung eines Längsschnitts durch eine Zea-Wurzelspitze, auch sonst würde sich die Ersetzung einer Anzahl Prantl'scher Figuren durch andere empfehlen; unrichtig ist z. B. die schematische Abbildung, welche eine kampylotrope Samenanlage darstellen soll, und das Schema des unterständigen Fruchtknotens. Ganz ungenügend ist das über den Kontaktreiz Gesagte. Auch trägt die Bearbeitung theilweise die Spuren von Flüchtigkeit an sich. Der Bearbeiter scheint sich auf das Frank'sche Lehrbuch verlassen zu haben, das aber in mehr als einer Beziehung zu wünschen übrig lässt (vgl. die Besprechung Flora 1893 S. 1212). Eine solche Benützung scheint z. B. daraus hervor zu gehen, dass er als Autor der Figur 120 Frank angibt, während dieser die Figur den Sachs'schen „Vorlesungen“ entnommen, aber versehentlich die Quelle nicht angeführt hat. Ebenso folgt er Frank in der antiquirten Beschreibung des Befruchtungsvorganges und in der unrichtigen Schilderung der vegetativen und generativen Zelle des Coniferenpollens. Auch im systematischen Theile wird eine genaue Durchsicht nothwendig sein; jetzt muss der Anfänger z. B. glauben, dass die Nymphaeaarten alle in Afrika wachsen. Andere Punkte, die der Verbesserung bedürftig wären, sollen hier nicht angeführt werden. Wohl aber darf der Wunsch ausgedrückt werden, dass diejenigen, die sich der schwierigen Aufgabe unterziehen, ein Lehrbuch zu schreiben oder herauszugeben, sich doch mit der neueren Litteratur vorher eingehend bekannt machen mögen, denn für Lehrbücher gilt der Satz nicht: bis dat, qui cito dat. K. Goebel.

**Crombie**, a Monograph of Lichens found in Britain: being a descriptive catalogue of the species in the Herbarium of the British Museum; Part I. London 1894.

Zu einer Zeit, wo mit Ausnahme des kleinen Dänemark kein Land Europas eine vollständige, mit Diagnosen versehene Flechtenliste besitzt (Sydow's Flechten Deutschlands sind wohl kaum hier in Betracht zu ziehen), kann sich das britische Reich der für ihre Zeit in hohem Grade beachtens- und schätzenswerthen Flechtenwerke von Leighton und Mudd rühmen; und zu diesen beiden gesellt sich nunmehr noch ein drittes: die Monographie der britischen Flechten von Crombie, wovon soeben der erste Band (in der Stärke von Leighton's Lichen-Flora of Great Britain) erschienen und laut Vorwort der zweite und letzte Band bis 1895 zu erwarten ist — nach meiner Ansicht ein allzu kühnes Versprechen. Dieser erste Band umfasst ausser dem Vorworte (von William Carruthers), — aus welchem hervorgeht, dass das Crombie'sche Werk hauptsächlich auf die reichen Lichenschätze des British Museum basirt ist — 1. ein kurzes Glossar der in der Lichenologie gebräuchlichsten Kunstausrücke, 2. einen Ueberblick der Familien, Tribus und Gattungen mit Diagnosen, 3. eine tabellarische Uebersicht ebendieser Familien etc. (welche völlig überflüssig erscheint) und 4. die systematische Aufzählung und Beschreibung der Flechtenarten, Varietäten und Formen des Gebietes nebst Standorten, genereller Angabe der Bezirke ihres Vorkommens und Aufzählung ihrer speziellen Fundorte, alles nach dem Nylander'schen Flechtensysteme (in



seinen neuesten Modifikationen); die Lecideei, Graphideei, Pyrenodei und Myriangiacei (zusammen 26 Gattungen) sind dem 2. Bande vorbehalten. Dagegen zählen wir im 1. Bande 66 Gattungen mit ca. 600 Arten. Genauerer Eingehen auf die Lichenenstatistik des Gebietes wird wohl zweckmässig bis zur Besprechung des Schlussbandes vorliegenden Werkes verschoben, in welchem vielleicht aus der Feder des Autors selber eine statistische Uebersicht sich finden wird.

Das ganze Werk kennzeichnet den Verfasser, welcher schon durch frühere Arbeiten: *Lichenes Britannici*, Londini 1870, zahlreiche Monographien über einzelne Gruppen britischer Flechten, Abhandlungen über die Gonidienfrage und die Schwendener'sche Theorie, sowie durch zahlreiche Aufsätze über exotische Flechten den Freunden der Flechtenkunde sattem bekannt ist, als Anhänger der Schule Nylander's und ist ohne Zweifel der Einfluss des letztgenannten Gelehrten auch von hoher Bedeutung für die hervorragende Stellung gewesen, welche Crombie's Monographie in der zeitgenössischen lichenologischen Litteratur einzunehmen berufen ist. Das Werk ist geradezu unentbehrlich für jeden Lichenologen, welcher europäische Lichenen sicher bestimmen will, und massgebend und fördernd für Jeden, welcher künftig ähnliche Flechtenverzeichnisse für grössere oder kleinere Gebiete zusammenzustellen in die Lage kommt. Auch die allgemeine Kenntniss der Lichenen, soweit sie nicht gerade die allerfeinsten Details der Anatomie dieser Gewächse oder die Stellung betrifft, welche sie nach heutiger Anschauung im grossen Ganzen des Gewächsreiches einnehmen, wird durch das Studium des vorliegenden Buches wesentlich gefördert, namentlich auch durch seine zahlreichen (73) Holzschnitte, welche der Erläuterung und Charakteristik der einzelnen Lichenengattungen gewidmet sind; in einzelnen wenigen Fällen ist allerdings ihre etwas schematische Beschaffenheit und — namentlich bei den Gonidien — zuweilen die Undeutlichkeit wegen allzukleinen Maassstabes tadelnswerth, aber im Ganzen, und namentlich bezuglich der Apothecien, Spermogonien und ihrer Theile, verdienen dieselben volle Anerkennung.

Die Anordnung der Arten innerhalb ihrer Gattungen ist naturgemäss und steht dadurch in diametralem Gegensatz zu Leighton's Lichen-Flora, wo den Grundsätzen einer natürlichen Systematik gerade in diesem Punkte förmlich Hohn gesprochen wird. Die Beschreibungen (Diagnosen) der Familien, Tribus, Gattungen, Arten, Varietäten und Formen sind durchweg wahr, scharf und gründlich und kaum in einem einzigen der bisher veröffentlichten ähnlichen Flechtenwerke werden neben der Beschaffenheit des Lagers und der Früchte sammt Sporen die Spermogonien, ihr Bau und ihre Theile mit solcher Treue, Gründlichkeit und Konsequenz behandelt wie hier. Der Umstand, dass sie sich des Oeftern als mehr weniger wörtliche Uebersetzungen von Diagnosen aus Nylander'schen Werken kennzeichnen, gereicht ihnen nicht im Mindesten zum Nachtheil. Bezüglich der Fassung des Artbegriffes steht Crombie überall in Uebereinstimmung mit Nylander und dessen Schule. Es werden auch die sogenannten „chemischen Merkmale“ der Arten, welche bekanntlich beim Bestimmen der Flechten sich oft überaus nützlich erweisen, überall genau und ohne Uebertreibung gewürdigt und verwerthet.

Die aufgeführte Synonymik ist in diskreter Weise eingeschränkt, kurz, gut gewählt und bewegt sich naturgemäss auf dem Gebiete der einheimischen lichenologischen Litteratur, wobei sich nebenher zahlreiche Berichtigungen der Angaben früherer englischer Autoren, sowie auch sehr willkommene Interpretationen der immer noch werthvollen Kupferwerke des Dillenius ergaben. Desgleichen sind



bei jeglichen Spezies, Varietäten und Formen die einschlagenden englischen Exsikkaten (Bohl., Leigh., Mudd, Larb., Cromb.) zitiert oder erforderlichen Falles berichtet.

Auf die Diagnosen jeder einzelnen Art oder Form folgen (durch kleineren Druck unterschieden) kritische Bemerkungen zur Erleichterung und Sicherung beim Bestimmen, sowie gleichzeitig die üblichen Angaben über Häufigkeit oder Seltenheit des Vorkommens der Apothezien u. s. w. Für diese kompendiös gehaltenen Bemerkungen, welche trotz aller Beschränkung, welche sich der Autor dabei auferlegt, sehr viel Belehrendes enthalten, müssen wir Crombie ganz besonders dankbar sein.

Wenn zu diesem Bande auch der zweite in die Hände der Lichenologen gekommen sein wird, ist ihnen damit eine willkommene und äusserst nützliche und branchbare Bereicherung der Hilfsmittel zum Studium und zur Bestimmung dieser Pflänzchen gegeben. Der bisher hiezu erforderlich gewesene grosse Apparat wird durch Crombie's Buch für die Lichenologen aller europäischen Länder wesentlich reduziert und vereinfacht. Es fehlt zwar den britischen Inseln trotz ihres merkwürdigen Lichenenreichtums und trotz der Mannigfaltigkeit der daselbst vorkommenden Lichenenformen manche auffallende Flechte des kontinentalen Europas — man denke nur an *Usnea longissima*, *Chlorea vulpina*, *Evernia thamnodes*, *Lobaria linita*, die Gattung *Heppia* u. s. w., welche übrigens selbst in den älteren Büchern von El. Fries, Schaerer, Rabenhorst, Körber aufzufinden sind. Doch wird die Anzahl der dem britischen Reiche fehlenden europäischen Flechten immerhin keine sehr beträchtliche sein und zu deren Bestimmung das Herbeiziehen der skandinavischen Flechtenfloren von Nylander und Fries fil. und der Hue-Nylander'schen *Additamenta ad Lichenographiam europaeam* fast immer ausreichen. *Stictina intricata* var. *subargyracea* Nyl. aus Irland hat Crombie in seinem Werke ausgelassen.

Für die Ausarbeitung des leider noch ausstehenden, die Lichenen umfassenden Bandes der 2. Auflage des Rabenhorst'schen Kryptogamenwerkes, welchem die deutschen Botaniker erwartungsvoll entgegensehen, bildet Crombie's Buch jedenfalls auch eine nicht zu unterschätzende, wesentlich fördernde Vorarbeit, selbst wenn der künftige Nachfolger des unermüdlichen Rabenhorst gewillt sein sollte mit der bisher gebräuchlichen Schablone bei seinem Unternehmen zu brechen. Es müssten da wohl sämtliche sog. parasitischen (gonidienlosen) Lichenen ausgeschlossen, die grosse Abtheilung der homoeomeren Lichenen (*Ephebei*, *Collema* etc.) mit den heteromeren verschmolzen werden und die *Cladonie* dagegen eine separate eigenthümliche Gruppe bilden. Ohne hier in weitere Einzelheiten einzugehen, wird doch immerhin so viel zugestanden werden müssen, dass man sich da und dort (es bezieht sich das hier Gesagte durchaus nicht auf Crombie's Buch) in der Lichenologie allzusehr und allzulang mit kleinlicher Kümmelspalterei, namentlich bei der Aufstellung neuer Gattungen, aufgehalten und über einer allzugeschäftigen Detailarbeit, welche selbst phantastische Flunkereien nicht mit gebührendem Ernst abzuweisen mochte, das Schaffen in grossen Zügen, von höherem Standpunkte aus, und das Streben nach bleibenden, die Tagesmeinungen und -Moden überdauernden Ergebnissen allzuhäufig vernachlässiget hat. Es wird dies nachgeholt werden müssen und zwar je eher, desto besser.

Konstanz, Ende April 1894.

Stizenberger.

**Vademecum botanicum.** Handbuch zum Bestimmen der in Deutschland wildwachsenden, sowie in Feld und Garten, im Park, Zimmer und Gewächshaus kultivirten Pflanzen. Von Dr. A. Karsch, weil. Professor in Münster. Leipzig 1894, Verlag von Otto Lenz.

Das vorliegende Werk soll, wie das Vorwort sagt, „ein Hand- und Nachschlagebuch sein für Lehrer wie Lernende, für Gärtner wie Garten- und Blumenfreunde, es soll jedermann zur Orientirung dienen über ihm begegnende, ihn interessirende, ihm unbekannte Pflanzen“. Es wurde dabei hauptsächlich auf die praktische Brauchbarkeit Rücksicht genommen. So weit Referent bei einem Durchblättern des Werkes gesehen hat, scheint dasselbe ganz zweckentsprechend zu sein, es dürfte als Nachschlage- und Bestimmungsbuch namentlich denen gute Dienste leisten, denen sonst nicht viele Bücher zur Verfügung stehen. Ueber 1700 Figuren erläutern die Beschreibungen. Namentlich Gärtnern und Gartenbesitzern dürfte das „Vademecum“ willkommen sein.

K. G.

### Eingegangene Litteratur.

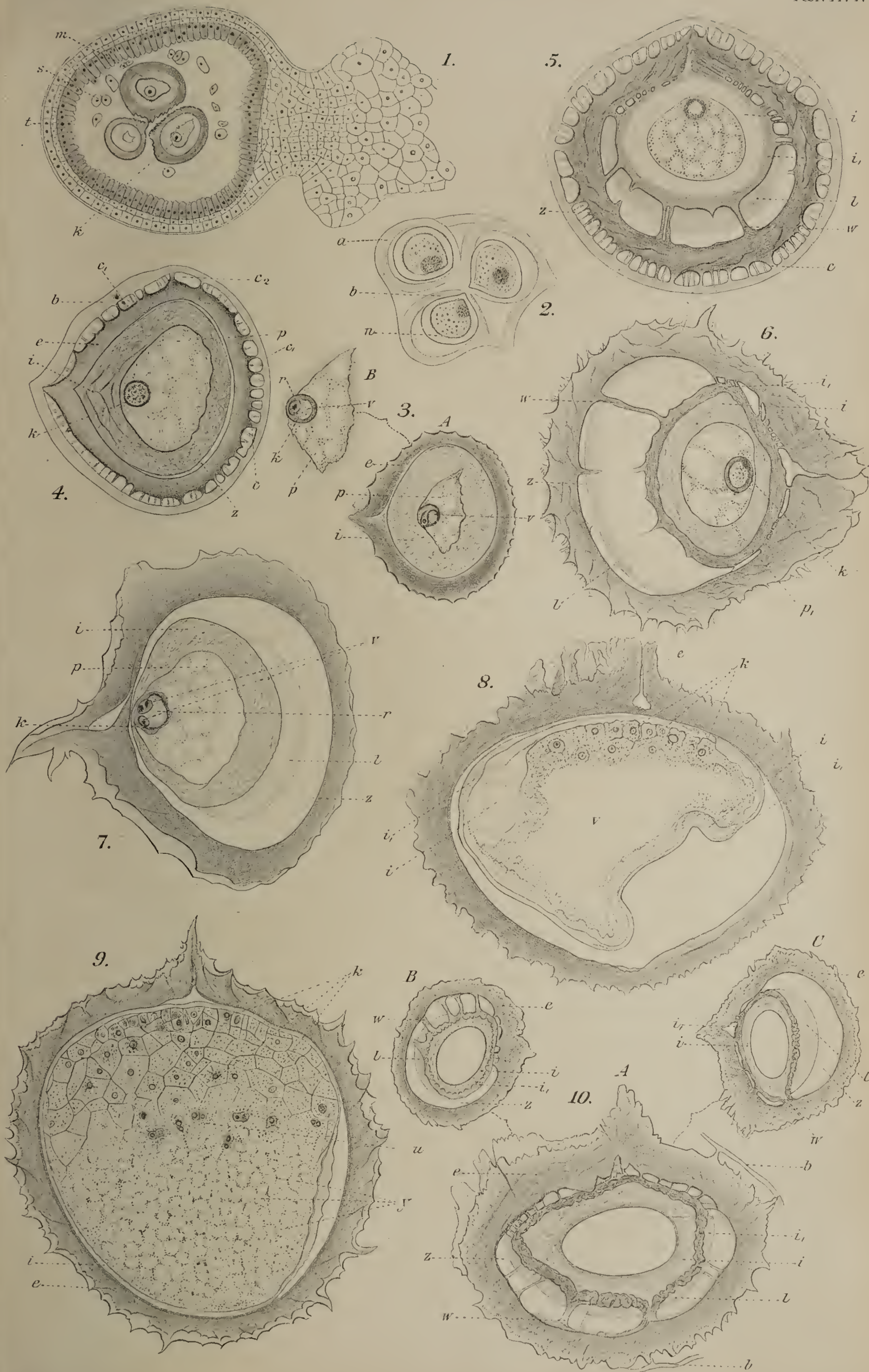
- Amelung, E., Ueber Etiollement. S.-A. aus „Flora oder allg. Bot. Zeitung“ 1894, Heft 2.
- Bay, J. Ch., Eine neue Infectionsnadel für mykologische Studien. S.-A. aus d. Ber. der Deutschen Bot. Gesellschaft, Jahrg. 1894, Band XII, Heft 1.
- Beek v. Mannagetta, G., Die Königsblume (*Daphne Blagayana* Freyer). S.-A. aus der „Wiener Illustr. Gartenzeitung“. Oktober 1893. „Spreehabende über das Gesamtgebiet der Hortikultur“ in Wien. V. u. VI. Ibid. Dez. 1893 u. Januar 1894.
- Benson, Margaret, Contributions to the embryology of the Amentiferae. Part. I. Transactions of the Linnean Society of London, vol. III, part. 10.
- Bokorny, Th., Eigenschaften, Verbreitung u. Bedeutung des nichtorganisirten activen Proteinstoffes. S.-A. aus dem Archiv für die ges. Physiologie. Bd. 55.
- — Bemerkungen zu P. Klemm's Aggregationsstudien. Bot. Centralblatt Bd. LVII, Nr. 8, XV. Jahrgang.
- Bulletin de la Société Botanique de France, Tome 41. 1894. Nr. 1. Cont.: Gillot, X.: Variations parallèles à fleurs rouges des espèces du genre *Galium*. Paris: Lettre à M. Bescherelle. — Mangin, L.: Sur la constitution du mueilage de la graine de Lin. — Le Grand, A.: Sur l'*Allium subhirsutum* de Belle-Ile. — Flahault, Ch. et P. Combres: Sur la flore de la Camargue et des alluvions du Rhône. — Bonnier, G.: Remarques sur les différences que présente l'*Ononis Natrix* cultivé sur un sol calcaire ou sur un sol sans calcaire. — Van Tieghem, Ph.: Sur la structure et les affinités des prétendus genres *Nallogia* et *Triarthron*. — Gêneau de Lamarlière, L.: Excursions bryologiques dans le Bas-Boulonnais. — Du Colombier: Catalogue des Mousses rencontrées aux environs d'Orléans, dans un rayon de huit à dix kilomètres. — Bescherelle, E.: Contribution à la flore bryologique du Tonkin. — Russell, W.: Observations sur quelques cas de fasciation. — Lemaire, A.: Sur deux nouveaux colorants applicables à l'étude des méristèmes. — Coupin, H.: Sur l'eau libre dans les graines gonflées. — Gautier, G.: Extraits de lettres à M. Malinvaud (localités françaises des *Saussurea macrophylla* et *apilina* etc.).
- Cohn, F., Die Orchideen. S.-A. aus Nord und Süd. 1894.
- Cremer, M., Zur Kenntniss des Säureabbaues des Glykogens. S.-A. aus der Zeitschrift für Biologie 1894, Bd. XXXI, Heft 2.
- — Ueber die Umlagerungen der Zuckerarten unter dem Einflusse von Ferment und Zelle. Ibid.



- Crombie, J. M., A monograph of Lichens found in Britain: being a descriptive catalogue of the species in the herbarium of the British Museum. Part. I. London 1894.
- Darwin, F., On the growth of the fruit of Cucurbita. Annals of Botany. Vol. VII, Nr. XXVIII.
- Davis, B. M., Notes on the life history of a blue-green motile cell. From the Botanical Gazette, Vol. XIX.
- Dennert, E., Der Darwinismus und sein Einfluss auf die heutige Volksbewegung. Mit einem Anhang über „Dodel-Ports Kampfesweise“. Berlin 1894. Buchhandlung der „Deutschen Lehrerzeitung“.
- Didrichsen, A., Om Cyperaceernes Kim. Saertryk af Botanisk Tidsskrift. 19. Biard. 1. Hefte. Kjobenhavn 1894.
- Farmer, J. B., Studies in Hepaticae: On Pallavicinia dècipiens, Mitten. Annals of Botany, Vol. VIII, Nr. XXIX.
- Forstlich-naturwissenschaftliche Zeitschrift, 3. Jahrgang, Heft 3. Inhalt: Baumann, A.: Die Moore und die Moorkultur in Bayern. Ebermayer, E.: Die Waldstreufrage.
- — 3. Jahrgang, Heft 4. Inhalt: Wörnle, P., Anatomische Untersuchungen der durch Gymnosporangiumarten hervorgerufenen Missbildungen. (Schluss.) — Hartig, R.: Untersuchungen über die Entstehung und die Eigenschaften des Eichenholzes. (Fortsetzung.) — Eckstein, K.: Zur genaueren Kenntniss der Nonneneier.
- Gomont, M., Sur quelques Phormidium à thalle rameux. Extrait du Bulletin de la Société botanique de France. Tome XL. 1893.
- Guignard, M. L., Recherches sur la nature et la localisation des principes actifs chez les Capparidées, Tropéolées, Limnanthées, Résédacées et Papayacées. Extrait du Journal de Botanique. 1894.
- Klebs, G., Ueber das Verhältniss des männlichen und weiblichen Geschlechts in der Natur. Jena, Verl. v. G. Fischer, 1894.
- Klein, J., Der Bau der Cruciferenblüthe auf anatomischer Grundlage. S.-A. aus d. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellschaft. Jahrg. 1894, Bd. XII, Heft 1.
- Klemm, P., Aggregationsstudien. S.-A. aus d. Bot. Centralblatt. Band LVII, Nr. 7/8, XV. Jahrg.
- Macfarlane, J. M., Observations on pitchered insectivorous plants. Part. II. Annals of Botany, Vol. VII, Nr. XXVIII.
- — Irrito-contractility in plants. Biological lectures delivered at the marine biological laboratory of Wood's Holl. 1893.
- Macmillan, C., On the classification of Metaphyta. From Botanical Gazette, Vol. XVII.
- Minnesota Botanical Studies. Bulletin Nr. 9, Part. II. Contents: Mac Dougel, D. T.: Nitrogen assimilation by Isopyrum bitermum. — Tilden, J. E.: On the morphology of hepatic elaters, with special reference to branching elaters of Ionocephalus conicus. — Sheldon, E. P.: Revised descriptions of the Minnesota Astragali. — Synonymy of the North American species of Juncodes with further nomenclatural notes on Astragalus. — Further extensions of plant ranges. — Frost, W. D.: Determinations of some Minnesota lichens.
- Moll, J. W., Rapport sur quelques cultures de Papavéracées, faites dans le Jardin Botanique de l'Université de Groningue pendant les années 1892 et 1893. Bois-le-duc. Robijns & Cie. 1894.
- Palladin, W., Sur le rôle des hydrates de carbone dans la respiration intramoléculaire des plantes supérieures. 1894.
- Pax, F., Prantl's Lehrbuch der Botanik. 9. Auflage. Leipzig, Verl. von W. Engelmann. 1894.
- Pfitzer, E., Beiträge zur Systematik der Orchideen. S.-A. aus Engler's bot. Jahrbücher. XIX. Band, 1. Heft. 1894.
- Pirotta, R., Intorno ai serbatoi mucipari delle Hypoxis. Estratto dall' Annuario del R. Istituto Botanico di Roma. Vol. V.
- — Sullo sviluppo del Cladosporium herbarum. Ibid.

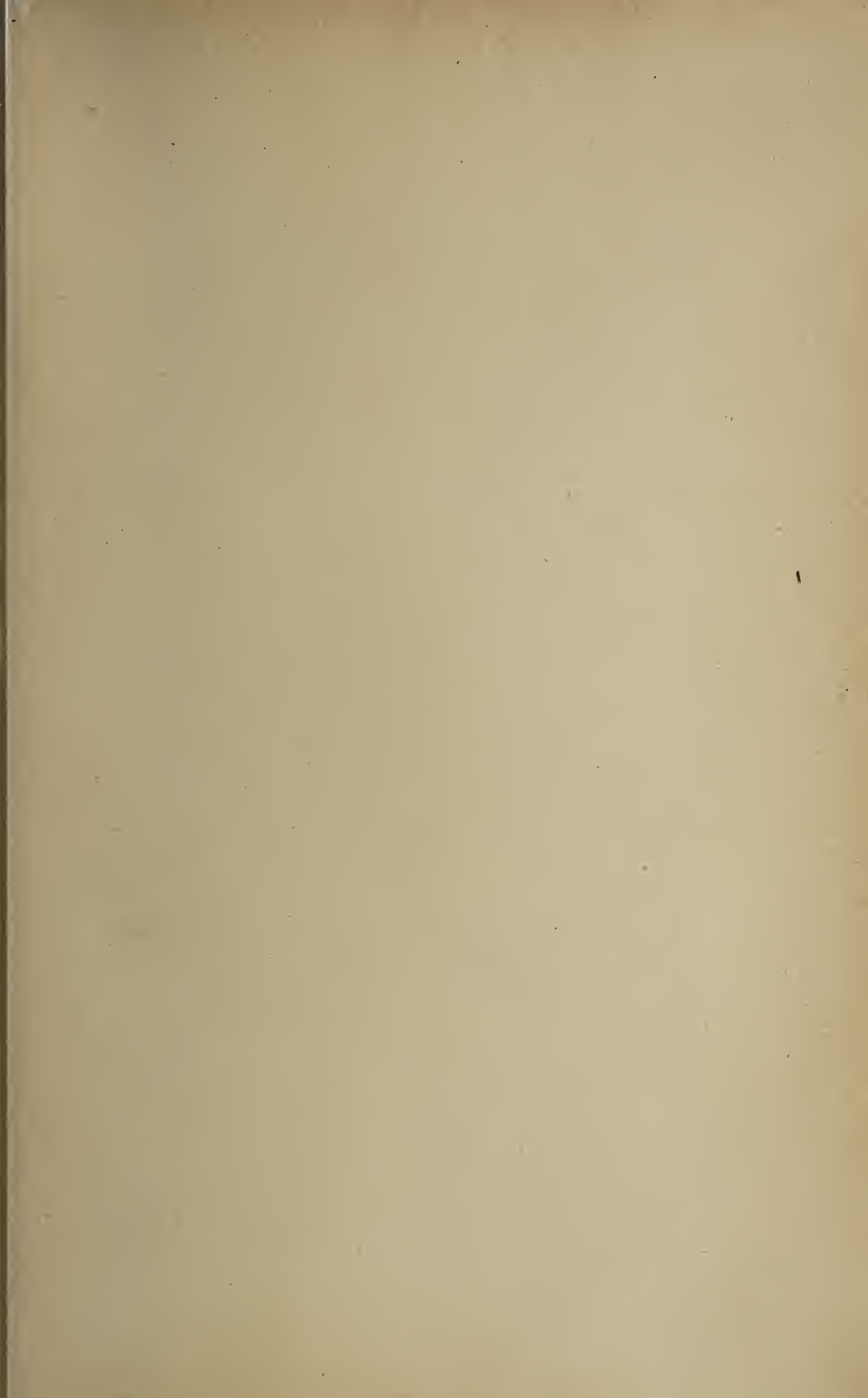
- Rosen, F., Neuere über die Chromatophilie der Zellkerne. (Vorl. Mittheilung.) S.-A. aus d. Jahresbericht der Schles. Gesellschaft für vaterl. Cultur. Zoolog.-bot. Section. 1894.
- Schrenk, H., Parasitism of *Epiphegus virginiana*. Extract from Proceedings of the Americ. micr. soc. Vol. XV.
- Schulz, A., Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgang der Tertiärzeit. Jena, Verl. v. Gust. Fischer, 1894.
- Schumann, K., Spross- und Blütenentwicklung in der Gattung *Crocus*, nebst einigen Bemerkungen über die Gipfelblüthen. S.-A. aus der Bot. Zeitung 1894, Heft 2.
- — *Pilocercus Houlettii* Lem., nebst einigen Bemerkungen über die Gattung *Pilocereus*. Monatsschrift für Cacteenkunde. Berlin, 3. Jahrg.
- — *Echidnopsis Virchowii* K. Sch., eine neue Stapeliec. Ibid.
- — *Chlaenaceae*. Aus „Engler's Natürl. Pflanzenfamilien“.
- — *Rubiaceae* ins. *St. Thomae et Principis*. Extr. do Bol. da Soc. Brot., Vol. X.
- Schütt, F., Wechselbeziehungen zwischen Morphologie, Biologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik der Diatomeen. S.-A. aus d. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellschaft. Jahrg. 1893, Bd. XI, Heft 10.
- Smith, W. G., Guide to Sowerby's models of British Fungi in the department of botany, British Museum (Natural History). 1893.
- Sprengel, Ch. K., Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Herausgegeben v. Paul Knuth. Leipzig 1894. Verl. v. W. Engelmann.
- Thaxter, R., New genera and species of Laboulbeniaceae, with a synopsis of the known species. Contributions from the Cryptogamic laboratory of Harvard University. III.
- — New species of Laboulbeniaceae from various localities. Ibid X.
- — Observations on the genus *Naegelia* of Reinsch. Ibid XXII. From the Botanical Gazette, vol. XIX.
- Wagner, A., Zur Anatomie und Biologie der Blüthe von *Strelitzia reginae*. S.-A. aus d. Ber. der Deutschen Bot. Gesellschaft. Jahrg. 1894, Bd. XII, Heft. 2.
- Warming, E., Om et Par af Myrer beboede Traeer. Saertryk af Vidensk. Meddel, fra den naturh. Foren. i. Kbhvn. 1893.
- — Exkursionen til Fanö og Blaavand i. Juli 1893. Saertryk af Botanisk Tidsskrift. 19. Bind. 1. Hefte. Kjöbenhavn 1894.
- Wegener, H., *Marasmius prasioides* Fr. var. *lasiopus*. S.-A. aus „Hedwigia“. Bd. XXXIII. 1894. Heft 2.
- Went, F. A. F. C., Bestaat er kans op degenerati van het suikerriet door het uitsluitend gebruik van de toppen als plantmateriaal? Overgedrukt uit het „Archief voor de Java-Suikerindustrie“. Jaargang 1894.
- — Over den achter uitgang van het saccharosegehalte van gesneden suikerriet. Ibid.
- — Een middel tot bestrijding van rietvijanden onder de insecten, meer bijzonder van de witte luis. Ibid.

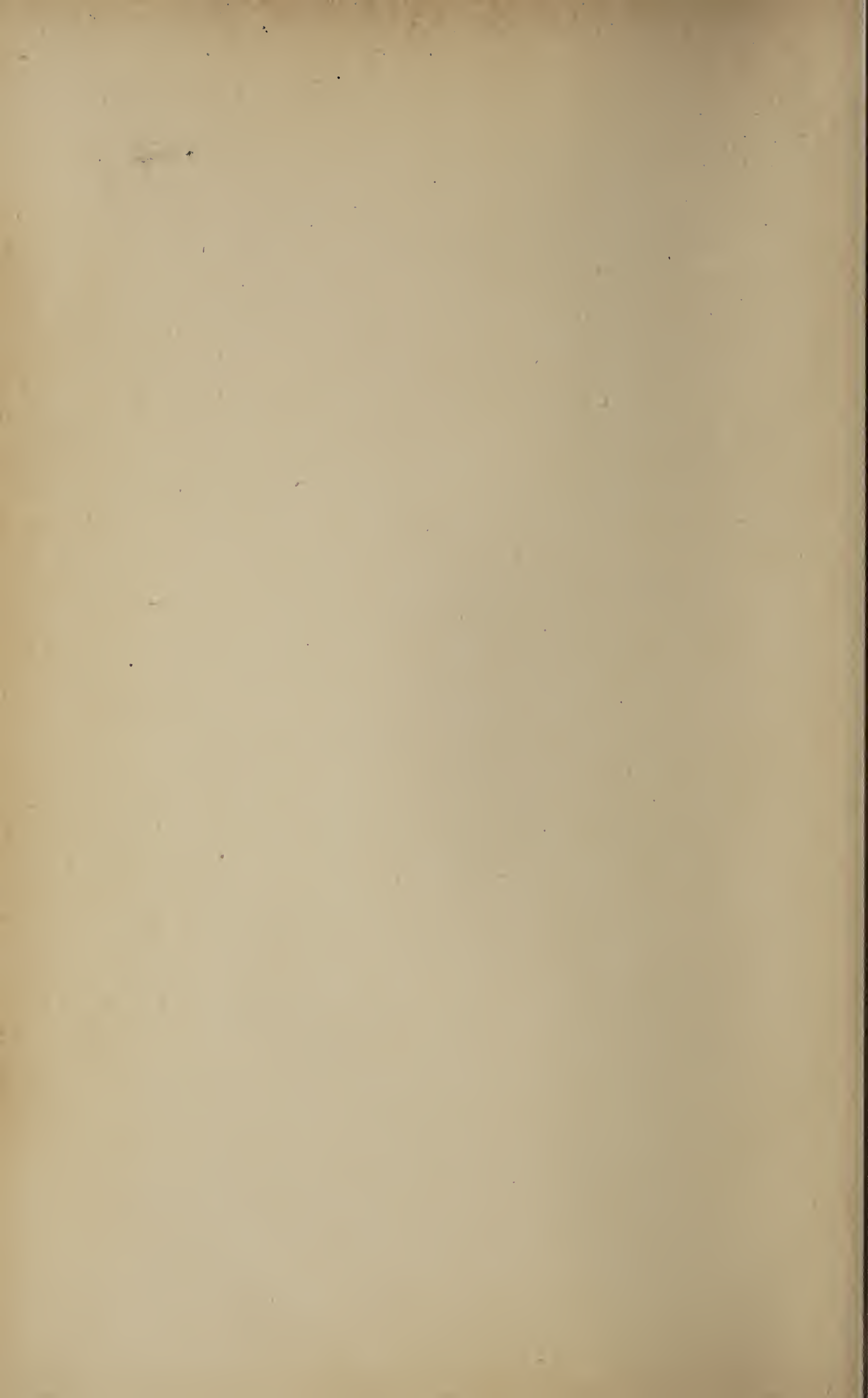






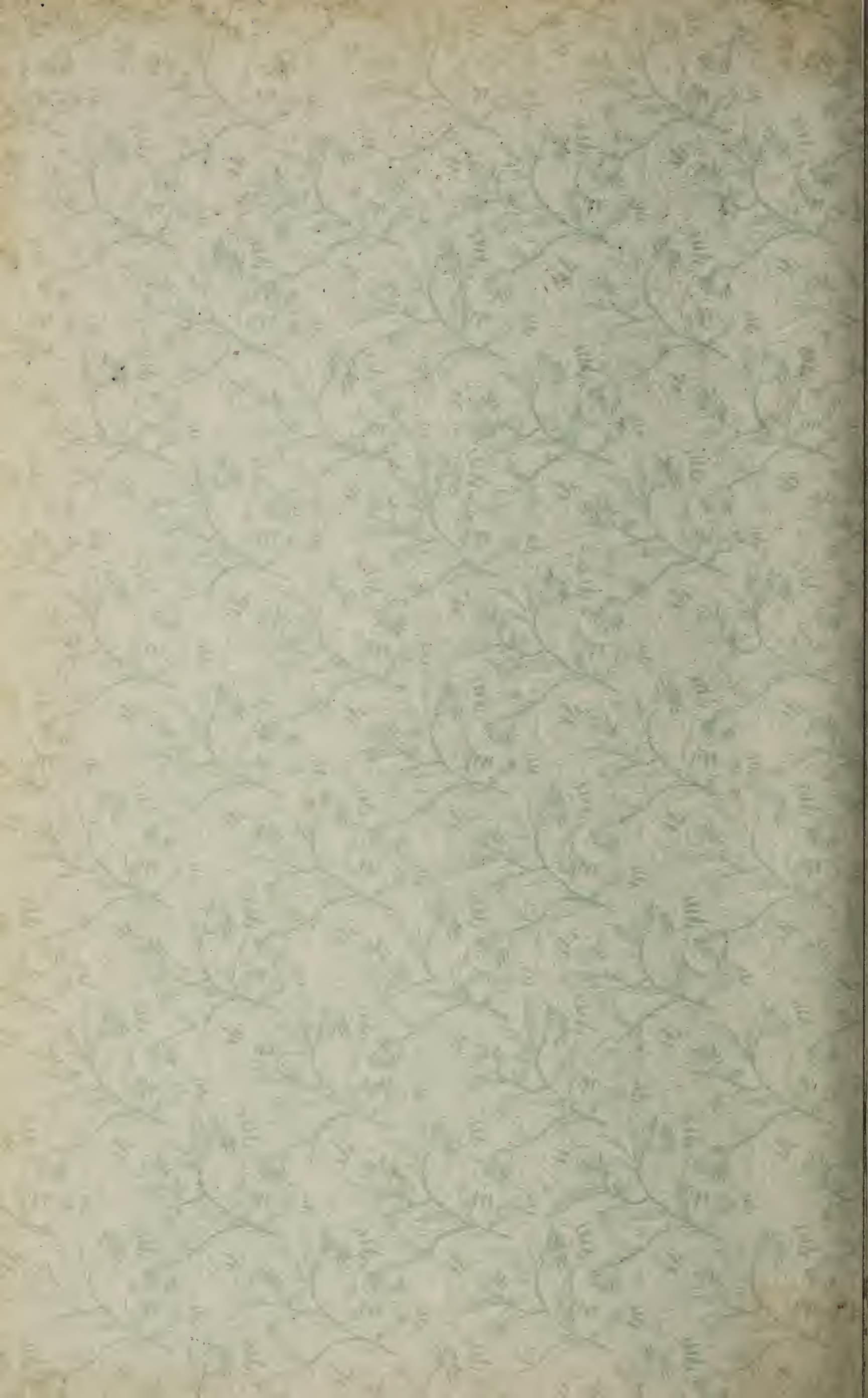


















UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA

580.5F

C001

FLORAS\$MARBURG

78 1894



3 0112 009384592